SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

QL
1
S76ls
NH

SPIXIANA

Zeitschrift für Zoologie

Festschrift
zu Ehren von
Dr. Johann Baptist Ritter von Spix

Herausgegeben von E. J. Fittkau
Schriftleitung L. Tiefenbacher

SMITHSONIAN
APR 6 1984
LIBRARIES

Zoologische Staatssammlung München, 1983

SPIXIANA	Supplement 9	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften. Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis on Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.

Redaktion – Editor-in-chief
Priv.-Doz. Dr. E. J. FITTKAU

Schriftleitung – Managing Editor
Dr. L. TIEFENBACHER

Redaktionsbeirat – Editorial board

Dr. F. BACHMAIER
Dr. M. BAEHR
Dr. E. G. BURMEISTER
Dr. W. DIERL
Dr. H. FECHTER
Dr. R. FECHTER
Dr. U. GRUBER
Dr. R. KRAFT
Dr. J. REICHHOLF
Dr. F. REISS
Dr. G. SCHERER
Dr. F. TEROFAL
Dr. L. TIEFENBACHER
Dr. I. WEIGEL

Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die

Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be adressed to

Redaktion SPIXIANA
ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN
Maria-Ward-Straße 1 b
D-8000 München 19, West Germany

SPIXIANA – Journal of Zoology
published by
The State Zoological Collections München

Festschrift zu Ehren von Dr. Johann Baptist Ritter von Spix

Herausgegeben
von
E. J. Fittkau

Schriftleitung L. Tiefenbacher

Zoologische Staatssammlung München, 1983

Gesamtherstellung: Gebr. Geiselberger, Altötting

Original im Besitz der Bayer. Akad. d. Wiss., München

INHALT-CONTENTS

Seite

FITTKAU, E. J.: Vorwort 7

Teil I. Erinnerung an Dr. Johann Baptist Ritter von Spix, den ersten Zoologen in München (6. Februar 1781–13. Mai 1826)

FITTKAU, E. J.: Johann Baptist Ritter von Spix – Sein Leben und sein wissenschaftliches Werk 11– 18

AUTRUM, H.: Ritter von Spix, der Münchner Zoologe. Grußworte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften 19– 21

NEUWEILER, G.: Gedanken zur Zoologischen Forschung in München. Grußworte des Zoologischen Instituts der Universität München 23– 24

SICK, H.: Die Bedeutung von Johann Baptist von Spix für die Erforschung der Vogelwelt Brasiliens 29– 31

ZERRIES, O.: Johann Baptist von Spix als Völkerkundler 33– 34

TIEFENBACHER, L.: Die Brasilienexpedition von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in den Jahren 1817 bis 1820. Ein Abriß 35– 42

SCHERER, G.: Die Ritter-von-Spix-Medaille 44– 45

Teil II. Auf den Spuren von J. B. Spix und C. F. Ph. v. Martius in Brasilien. Beiträge zur naturkundlichen Forschung im tropischen Südamerika. (Vorträge, die im Rahmen der Festveranstaltung am 20. und 21. November 1981, anläßlich des 200. Geburtstages von Ritter von Spix, gehalten worden sind.)

BEURLEN, K.: Geologischer Bau und erdgeschichtliche Entwicklung des Brasilianischen Blockes . . 49– 61

SEIBERT, P.: Die Vegetationsgebiete des Reiseweges von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius aus heutiger Sicht 63– 80

WINKLER, S.: Zum deutschen Beitrag in der Geschichte der Botanik Brasiliens 81– 86

KLINGE, H.: Wälder und Waldökosysteme Amazoniens 87–101

SCHALLER, F.: Zoologische Forschung im tropischen Südamerika 103–112

HAFFER, J.: Ergebnisse moderner ornithologischer Forschung im tropischen Amerika. Eine Übersicht 117–166

REICHHOLF, J.: Analyse von Verbreitungsmustern der Wasservögel und Säugetiere in Südamerika 167–178

KOHLHEPP, G.: Amazonien – Entwicklung wohin? – Zur Problematik regionaler Entwicklungsstrategien und räumlicher Erschließungsprozesse 179–196

FITTKAU, E. J.: Grundlagen der Ökologie Amazoniens. – Versuch einer Zusammenschau 201–218

Teil III. Der wissenschaftliche Nachlaß von Dr. Johann Baptist Ritter von Spix in der Zoologischen Staatssammlung München, den Museen von Leiden und Neuchâtel.

FECHTER, R.: Liste des Typenmaterials der von J. B. v. Spix in Brasilien gesammelten Gastropoda (Mollusca) 221–223

FECHTER, R.: Das Typenmaterial der von J. B. v. Spix in Brasilien gesammelten Unionacea (Mollusca/Bivalvia) 225–255

HOFFMANN, R. L. & H. FECHTER: Die von J. B. v. Spix in Brasilien gesammelten und von M. Perty beschriebenen Diplopoda 257–260

BURMEISTER, E.-G.: Die Geschichte der von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in Brasilien gesammelten Arthropoden und deren Bearbeitung durch M. Perty 261–264

BURMEISTER, E.-G.: Vorläufige Erfassung einiger von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in Brasilien gesammelter Insektengruppen aus der Zoologischen Staatssammlung München, die von M. Perty bearbeitet wurden.

(Blattaria, Odonata, Isoptera, Trichoptera, Heteroptera, Homoptera – Auchenorrhynchi) 265–281

BAEHR, M.: Die in der Zoologischen Staatssammlung München vorhandenen, von M. Perty beschriebenen Typen der Ordnungen Mantodea und Saltatoria, Ensifera 283–290

DESCAMPS, M.: Notes sur les types d'Eumastacoidea et d'Acridoidea décrits par M. Perty 291–294

SCHERER, G.: Die von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in Südamerika gesammelten Coleopteren (Coleoptera – Scarabaeidae, Lucanidae und Passalidae) 295–305

REISS, F. & W. SCHACHT: Die Typen der von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius gesammelten und von M. Perty beschriebenen Dipterenarten (Insecta) in der Zoologischen Staatssammlung München 307–312

TEROFAL, F.: Die Fischausbeute der Brasilien-Expedition 1817–1820 von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius 313–317

HOOGMOED, M. S. & U. GRUBER: Spix and Wagler type specimens of reptiles and amphibians in the Natural History Musea in Munich (Germany) and Leiden (The Netherlands) . . 319–415

REICHHOLF, J. H.: Der Bestand an Typenmaterial der ornithologischen Aufsammlungen von J. B. v. Spix in der Zoologischen Staatssammlung München 417–423

ARNDT , TH.: Neue Erkenntnisse über den Artstatus des Blausteißsittich Pyrrhura perlata perlata Spix, 1824 425–428

KRAFT, R.: Die von J. B. v. Spix beschriebenen neotropischen Primaten und Chiropteren. – Verzeichnis der in der Zoologischen Staatssammlung München aufbewahrten Typusexemplare 429–441

Vorwort

Johann Baptist Ritter von Spix war der erste wissenschaftlich tätige Zoologe in München. 1810 wurde er von König Maximilian Josef I. beauftragt, eine zoologisch-zootomische Sammlung innerhalb des Naturalienkabinetts der Bayerischen Akademie der Wissenschaften aufzubauen und zu leiten. Spix erlebte nicht mehr den Umzug der Universität von Landshut nach München. Bereits ein Jahr davor, 1826, starb er an einer tropischen Krankheit, die er sich auf einer mehrjährigen Forschungsreise in Brasilien zugezogen hatte. Sein zoologisches Erbe in der Akademie übernahm 1827 Gotthilf Heinrich von Schubart, der in Personalunion Leiter der Sammlung und Ordinarius für Zoologie an der neugegründeten Ludwig-Maximilian-Universität wurde.

Das 200. Geburtsjahr von Ritter von Spix nahm die Zoologische Staatssammlung, die aus der zoologischen Abteilung des Naturalienkabinetts hervorgegangen ist, zum Anlaß, sich ihres wissenschaftlichen Begründers zu erinnern. Es zeigte sich, daß doch ein bedeutender Teil des von Spix in Südamerika eingebrachten Sammlungsmaterials die Zeiten, insbesondere die Auslagerung während des 2. Weltkrieges überstanden hatte. Die wissenschaftliche Erschließung wird noch längere Zeit in Anspruch nehmen, zumal die Kataloge und das Archivmaterial der Staatssammlung durch Kriegseinwirkungen verloren gegangen sind. Bei der Quellenforschung zur Person des Ritter von Spix war man deshalb auch weitgehend auf Unterlagen aus den Archiven der Bayerischen Akademie der Wissenschaften, des Hauses Wittelsbach sowie des Freistaats Bayerns angewiesen. Den genannten Institutionen sei an dieser Stelle für die entgegenkommende Hilfe gedankt.

Im November 1981 lud die Zoologische Staatssammlung zu einer zweitägigen Festveranstaltung ein, die an diesen, hier in seiner Heimat weithin vergessenen Mann erinnern sollte, der gemeinsam mit Carl Friedrich Philipp von Martius einen Beitrag zur Erforschung Brasiliens geleistet hat, der für seine Zeit einmalig war und bis heute von größtem wissenschaftlichen Wert geblieben ist. Eine erschöpfende Beurteilung des wissenschaftlichen Schaffens von Ritter von Spix und seine Bedeutung für seine damalige Zeit bedarf noch weiterer und erheblich umfangreicherer Forschung als sie bisher möglich war. Der hier vorgelegte Sonderband der Spixiana soll ein Anfang dazu sein.

Die Spix-Festschrift umfaßt drei in sich geschlossene Teile. Der erste bringt die bei der Festsitzung gehaltenen Reden und die auf Spix bezogenen Beiträge. Im 2. Teil folgen die wissenschaftlichen Referate der Vortragsreihe „Naturkundliche Forschung im tropischen Südamerika", mit der die Festveranstaltung eine überregionale Bedeutung erhalten hat. Sie mögen auf die deutsche Tradition der Südamerikaforschung hinweisen, die durch die vom bayerischen König angeordnete „Reise nach Brasilien 1817–1820" von Spix und Martius schon früh ein besonderes Gewicht erhalten hat. Im 3. Teil werden die bisherigen Ergebnisse der Neubearbeitung des noch erhalten gebliebenen zoologischen Materials, das von Spix in Brasilien gesammelt worden ist, vorgelegt. Sie sind eine wichtige Grundlage für die weitere systematische Erforschung der südamerikanischen Fauna.

Der Förderverein „Freunde der Zoologischen Staatssammlung" nahm das Gedächtnisjahr zum Anlaß, eine Ritter-von-Spix-Medaille für außergewöhnliche Verdienste um die Zoologische Staatssammlung zu stiften. Im Rahmen der Festsitzung wurde sie an die Herren Prof. Dr. Dr. H. Kahmann, München, H. Mühlhäusser, Freiburg, und Dr. Dr. h. c. A. Roll, Tübingen, verliehen.

Möge dieser Sonderband der Spixiana deutlich machen, daß Spix in München Maßstäbe auf dem Gebiet der Zoologie gesetzt hat, die, bezogen auf ihre Zeit, den gerade in München in diesem Forschungsbereich damals wie auch heute besonders hoch gesetzten Ansprüchen gerecht werden. Er möge gleichzeitig aber auch erkennen lassen, welche vielfältigen Aufgaben der naturkundlichen Erforschung Südamerikas noch harren.

Dem Bayerischen Staatsministerium für Unterricht und Kultus, das diese Veröffentlichung mit Sondermitteln ermöglichte, und allen Personen, Firmen und Institutionen, die durch großzügige Spenden die reiche Ausstattung zuließen, sei dafür auch an dieser Stelle gedankt.

E. J. Fittkau

Teil I

Erinnerung an Dr. Johann Baptist Ritter von Spix, den ersten Zoologen in München (6. Februar 1781 – 13. Mai 1826)

SPIXIANA	Supplement 9	11–18	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Johann Baptist Ritter von Spix

Sein Leben und sein wissenschaftliches Werk

Von **Ernst Josef Fittkau**

Zoologische Staatssammlung München

Johann Baptist Spix tat sich nicht leicht, als er auf Anordnung von König Maximilian I. Joseph am 31. Oktober 1810 als Adjunkt bei der Königlichen Akademie der Wissenschaften mit dem Auftrag angestellt wurde „zur Ordnung und Vollständigmachung des mit der Akademie verbundenen Naturalienkabinetts, besonders des zoologischen Theils desselben beizutragen". Die seit ihrer Gründung im Jahre 1759 von der Bayerischen Akademie der Wissenschaften zusammengebrachten und ihr anvertrauten wissenschaftlichen Sammlungen waren mit der Konstitutionsurkunde der Königlichen Akademie der Wissenschaften 1807 neu organisiert und verstaatlicht worden. Bis zur Berufung des Zoologen Spix wurden die zoologischen und zootomischen Objekte weiterhin noch gemeinsam mit den erdwissenschaftlichen „Attributen" betreut.

Der damalige Konservator, dem Spix als Adjunkt unterstellt wurde, war das Akademiemitglied Joseph Petzl, Professor der Naturgeschichte am Königlichen Lyceum. Er reagierte auf die königliche Anordnung mit einem 13 Seiten langen ungehaltenen Bericht an die Akademie vom 19. Januar 1811, in dem er sinngemäß feststellte, daß man eigentlich gar keinen Zoologen brauche, da alles zoologische Material so geordnet sei, daß ein Kabinettsdiener die Zugänge einordnen könne und ohnehin kein Platz und auch kein Geld derzeit zur Verfügung ständen, die Sammlung zu vergrößern. – Es sei daran erinnert, daß sich Europa zu jener Zeit noch mitten in den von Napoleon ausgelösten politischen Wirren und Kriegen befand.

Ungeachtet der Proteste wies der König wenig später, am 16. April, die Akademie an, Spix, der erst ein halbes Jahr Adjunkt war, zum Konservator der Zoologisch-Zootomischen Sammlung zu ernennen und ihm Michael v. Oppel als Adjunkten und Tiermaler zur Seite zu stellen, ferner das zoologische Kabinett sofort auszugliedern und Spix aufzufordern, ausführlich über den derzeitigen Zustand der Sammlung zu berichten und seine Vorstellungen über ihre Neuordnung darzulegen. Spix wurde am 24. April als Konservator verpflichtet und ihm tags darauf die zoologische Sammlung zur weiteren Betreuung anvertraut. Den Bericht an den König übergab er versiegelt am 4. Mai dem Präsidenten der Akademie. Da er den Dienstweg nicht eingehalten hatte, bekam er ihn mit einer entsprechend strengen Ermahnung zum Umschreiben zurück. Darüber hinaus schien sich Spix mit seinen Ausführungen, die leider nicht mehr unter den vielen aufschlußreichen Dokumenten im Archiv der Akademie auffindbar sind, auch bei den anderen Mitgliedern der Akademie höchst unbeliebt gemacht zu haben. Was er im einzelnen bemängelte und sich vorgestellt hat, läßt sich leicht aus den Kommentaren erschließen, die für die Stellungnahme abgegeben worden waren, die der König am 21. Mai 1811 von der Administrations-Kommission der Akademie binnen 14 Tagen angefordert hatte. Die Aufregung über das Verhalten ihres neuen Kollegen und seine Ideen war so groß, daß erst sehr viel später, am 1. Juli der Bericht an den König abgegeben werden konnte.

In den Augen von Spix war die Sammlung im damaligen Zustand für wissenschaftliche Arbeit weitgehend unbrauchbar. Er wollte u. a. die Bestände nach einem neuen eigenen System aufstellen, – wofür

man ihn nicht für fähig hielt – und mit Objekten für vergleichende anatomische Studien erweitern, – was ihnen überflüssig erschien, weil der große Anatom und Mediziner v. Sömmering, den man einige Jahre zuvor nach München an die Akademie berufen hatte, ein eigenes Anatomie-Kabinett aufbauen sollte. Spix wollte außerdem nicht wahllos alle Tierarten sammeln und aufbewahren, – was man für zu wenig wissenschaftlich erachtete. Er wollte sich auf den möglichst vollständigen Erwerb jener verschiedenen Lebensformen konzentrieren, die „am vollkommensten den Charakter der Gattungen offenbaren", – was einen hohen Ankaufetat befürchten ließ. Im offensichtlichen Widerspruch zum letzteren plante Spix jedoch, die Vertreter der Fauna Boica, die bayerische Tierwelt, möglichst vollzählig, mit Hilfe von Förstern, Lehrern und interessierten Laien zusammenzubringen und separat aufzustellen, – was wiederum als nicht notwendig und unrealistisch erachtet wurde, weil man die Attribute nicht doppelt bräuchte und der dazu nötige Raum und die entsprechenden Schränke auch nicht beschaffbar wären. Weiterhin wünschte sich Spix einen Präparator, – wofür man ihm vorschlug, einen Pensionisten zu suchen – und er bat für diesen technischen Mitarbeiter und auch für sich je einen Arbeitsraum.

Die dargetanen Wünsche mögen uns heute gar nicht so ungewöhnlich erscheinen und dürften es auch damals nicht gewesen sein. Offensichtlich fühlte man sich mehr durch die vom König persönlich so schnell erwirkte Einstellung dieses „jungen tätigen" Mannes, in der Akademie überfahren, der ohnehin mit seinem Temperament und seinem Arbeitseifer zu plötzlich Unruhe in das Naturalienkabinett getragen hatte. Selbst der hochverdiente Botaniker und Biologe Franz von Paula v. Schrank, der mit dem Aufbau des Botanischen Gartens beauftragt war und mit dem Spix sich später gut verstand, schrieb in seinem Gutachten: „dieser Eifer" (des Spix) „ist zu groß, er legt sich selbst mehr auf, als er oder jeder andere Mensch bey den größten Talenten und bey dem ausgezeichnetsten Fleisse zu leisten vermag." Unter anderem befürchtete Schrank auch, daß Spix, der direkt aus Paris nach München gekommen war, von den Franzosen, „die bey ihrer natürlichen Flüchtigkeit" nur „fragmentarisch arbeiten", auch die „nomenklatorische Neuerungssucht" übernommen haben könnte. „So wäre es sehr gut, wenn er (Spix angewiesen würde, unter der Oberaufsicht eines älteren Akademisten zu arbeiten, welcher seinem Eifer, Leistung, Richtung, und Mäßigung geben könnte, da hingegen jugendliche Hitze leicht in Unbescheidenheit ausartet."

Der Präsident der Akademie bat schließlich in der sehr verspätet abgelieferten Stellungnahme den König dringend, Spix keine weiteren Sonderrechte zu gewähren, was der Staatsminister Graf Montgelas der Akademie dann auch mit dem Hinweis bestätigte, daß der Herr Spix der Administrationskommission genauso unterstellt sei wie jeder andere Konservator oder Akademiker auch und folglich alle seine Vorhaben mit ihr abstimmen müsse.

Aber Spix kam noch nicht zur Ruhe. Sein Adjunkt von Oppel wurde wenig später vom König, wohl in bester Absicht zum 2. Konservator für die Zoologie ernannt. Befragt von der Akademie, wie Spix sich in Zukunft die Zusammenarbeit mit Herrn v. Oppel vorstelle, ließ Spix keine Zweifel darüber, daß er keine Möglichkeit sehe, mit diesem Mann, der u. a. „von menschlicher und thierischer Anatomie auch nicht die geringste Kenntnis hat," die zoologische Sammlung in irgend einer Weise gemeinsam zu verwalten. V. Oppel war schon mehrere Jahre bei der Akademie und bereits in den Jahren 1806 bis 1808 als Eleve zum Studium nach Paris geschickt worden. Er besaß ein hervorragendes Zeichentalent, war aber schon lange mit der Erstellung einer ihm aufgetragenen wissenschaftlichen Arbeit überfällig. Wieder gab es erregte Sondersitzungen und lange Gutachten. Mit der ersten Entscheidung des Königs, die Spix zwar die Oberaufsicht einräumte, v. Oppel aber u. a. die Betreuung der wirbellosen Tiere überließ, erhob nun auch die Akademie Einwände. Spix hatte sie inzwischen überzeugen und sich durchsetzen können und wurde laut königlicher Anordnung mit Wirkung vom 8. Dezember 1811 alleiniger Konservator der Zoologisch-Zootomischen Sammlungen. V. Oppel blieb ihm als Zeichner unterstellt und hat sich auch später nicht mehr als Zoologe hervorgetan.

Das Spix nun plötzlich in der Akademie entgegengebrachte Vertrauen in seine wissenschaftliche Kompetenz und die Anerkennung seines redlichen Bemühens, wurde vermutlich nicht zuletzt durch das Erscheinen seines ersten großen wissenschaftlichen Werkes bewirkt, die „Geschichte und Beurtheilung aller Systeme in der Zoologie nach ihrer Entwicklungsfolge von Aristoteles bis auf die gegen-

wärtige Zeit." Auf mehr als 700 Seiten bewies Spix, daß er nicht nur das damalige zoologische Wissen souverän überschaute, sondern daß er in der Lage war und auch den Mut hatte, fundierte Kritik dort auszusprechen, wo er Mängel sah, auch wenn sie Ansichten der großen Zoologen seiner Zeit, wie Lamarck, Buffon oder Cuvier betraf.

Das Opus war dem Minister Graf von Montgelas gewidmet, dem er, wie er in einer Praeambel schreibt, einzig seine Ausbildung für Naturgeschichte verdankt, der ihn in diesem Zusammenhang nach Frankreich und Italien geschickt und schließlich auch an die Akademie vermittelt hat.

Der Minister und sein König müssen sehr von der Fähigkeit ihres Stipendiaten überzeugt gewesen sein, als man ihn 1808 unabhängig von der Akademie, mit 650 Gulden ausgestattet, nach Paris, der damaligen Hochburg der Zoologie, zu Cuvier selbst schickte und ihm zu verstehen gab, daß man nach seiner Rückkehr von ihm erwarte, daß er in München ein zoologisches Kabinett aufbaue. Offensichtlich hatte der Naturphilosoph Schelling, der 1806 von Würzburg nach München im Zuge ihrer Neuordnung an die Akademie gerufen worden war, Spix dem Staatsminister empfohlen.

Spix war 1801 in das Würzburger bischöfliche Seminar eingetreten. Drei Jahre später, im Oktober 1804, hatte er sein Theologiestudium aufgegeben, um sich voll der Medizin und Naturgeschichte zuzuwenden. Schelling war er als eifriger Hörer seiner Vorlesungen aufgefallen. Spix' Studienjahre fielen in die Zeit großer nicht nur politischer, sondern ebenso geistiger Unruhe. Aber es waren gewiß nicht die Gedanken der französischen Revolution oder die eines Fichte, Hegel oder Schelling, die ihn bewogen hatten, die Kutte wieder abzulegen. Spix hatte schon im Jahre 1800 im Aufseeß'schen Studienseminar zu Bamberg, in das er 1893 aufgenommen worden war, als einer der besten Schüler mit 19 Jahren den Dr. der Philosophie erworben. Bevor er in diese berühmte Ausbildungsstätte kam, war er – geboren 1881 als 7. von 11 Kindern – mit elf Jahren, 1892 als schwächlicher und mittelloser, aber hochbegabter Schüler aus seiner Geburtsstadt Hoechstadt an der Aisch an die Domschule nach Bamberg übernommen worden. Die naturwissenschaftlichen Neigungen, die sich bei ihm schließlich Durchbruch verschafft hatten, dürfte er von seinem früh verstorbenen Vater, der dort eine Baderei besessen und nebenbei als erfolgreicher Chirurg und Stadtrat gewirkt hatte, geerbt haben; von seiner Mutter dagegen, der Tochter eines italienischen Kaufmannes, das Temperament, das ihm gelegentlich zu schaffen machte.

Schelling muß stark von der brillanten Intelligenz des Studenten Spix, die früh und gründlich durch ein philosophisches Studium ausgeformt worden war, und von seinem großen naturwissenschaftlichen Wissen und Wissensdrang beeindruckt gewesen sein. Auf der anderen Seite waren Neigung und Veranlagung von Spix ein offenes und geeignetes Gefäß für die neuen Ideen der romantischen Naturphilosophie, wie sie Schelling vermittelte. Die Begegnung und Freundschaft mit Schelling muß wiederum maßgeblich das naturwissenschaftliche Weltbild und die Ausrichtung der späteren wissenschaftlichen Arbeit von Spix geprägt haben. Gleich zu Beginn seiner medizinischen Laufbahn hatte Schelling ihm geraten, wie Spix selbst schreibt, sich „nicht sowohl an die Worte und gedruckten Schriften, als im Geiste eines Swammerdam an das offene Buch der Natur selbst zu halten und so in allem die Erfahrung zu seiner Gefährtin zu machen". Was Spix zutiefst bewegte, entsprach ganz dem Anliegen der Naturphilosophie jener Zeit, die Natur als Ganzheit in ihrem Werden zu begreifen, angefangen von der leblosen Materie über das Reich der Organismen bis hin zum Geist des Menschen. Seine Aufgabe und sein Ziel sah er darin, Material für ein wirkliches natürliches System zu liefern, das nicht nur vorgab eines zu sein, wie das von Linné und dessen Schülern. Es mußten nach seiner Meinung bei den Organismen Kriterien vorhanden sein, die es zu entdecken und zu verwenden gab, die besser als die bisher gebrauchten die verwandtschaftlichen Zusammenhänge der Organismen klären konnten und zum Verständnis der Evolution führen mußten.

Was konnte dieser Absicht mehr entgegenkommen als nach der Promotion zum Dr. med. 1806 und den beiden anschließenden praktischen medizinischen Jahren in Bamberg 1808 zur Weiterführung der zoologischen Studien nach Paris zu gehen, wo Cuvier gerade der Zoologie durch seine vergleichend anatomischen und paläontologischen Forschungen neue Richtungen und Impulse gab, wo Buffon, Lamarck und Saint-Hilaire lehrten und diskutierten?

Getreu der Anweisung Schellings begnügte sich Spix nun nicht nur mit den Hörsälen, Bibliotheken und Präparatorien im Jardin de Botanique, wo er zwar schon das Material für seine Geschichte der Systeme zusammentrug, sondern er machte auch ausgedehnte Exkursionen an die Küste der Bretagne und nach Südfrankreich. Er wanderte weiter nach Italien, bestieg den Vesuv und begeisterte sich an den Resten der antiken Welt in gleicher Weise wie an der marinen Fauna und der mediterranen Flora. Dabei entdeckte und beschrieb er unter anderem die Ovarien und das Nervensystem der Stachelhäuter, und sammelte zugleich schon Tiermaterial für das Kabinett in München.

Wie bereits angedeutet, wußte man in der Münchner Akademie bald den ,,jungen und lebhaften Mann" mit dem ,,aufgeregten" und ,,glühenden Eifer" zu schätzen. Schon am 29. April 1813 wurde er als ordentliches frequentierendes Mitglied in die Akademie aufgenommen und gleichzeitig für seine Leistung beim Ausbau des zoologischen Kabinetts äußerst gelobt. Seine anatomischen Studien hatte er inzwischen mit einer ausführlichen Arbeit über den medizinischen Blutegel (1812) fortgesetzt. Ein weiterer Beitrag vermittelte eine kritische Übersicht über die zu jener Zeit bekannten Affen (1813). In ihm charakterisierte er treffend den damaligen Geist vieler Taxonomen, der, wie man leider eingestehen muß, Spix ungewöhnlich lange überlebt hat. Er schreibt: ,,Unser geistiges Zeitalter setzt darin beinahe einen Ruhm, die Varietäten als solche zu verkennen und dieselben bei einer geringen Verschiedenheit der Farbe sogleich zu eigenen Arten und Gattungen zu erheben."

Sein nächstes umfangreiches Werk, die ,,Cephalogenesis", erschien 1815. Es war eine von naturphilosophischer Auffassung geprägte, vergleichend anatomische Studie zur Entwicklung des Schädels im gesamten Tierreich, und zwar seiner Ableitung aus Wirbelknochen. Lorenz Oken soll diese Arbeit mitangeregt haben. Goethe, der Meister der Morphologie, der schon sein erstes Buch als sehr interessant gelobt hatte, bemängelte zwar die Methoden der Darstellung und die Nomenklatur, sah darin jedoch ein ,,würdiges Prachtwerk", das er später vielfach zitierte.

Vermutlich angeregt durch die paläontologischen Arbeiten der Pariser Schule unter Cuvier, begann Spix sich nun auch mit der ,,unterirdischen Thier- und Pflanzenkunde Bayerns" zu beschäftigen. Jedoch nur eine kleine paläontologische Arbeit brachte er sehr viel später, 1820, heraus. Für ihn begann überraschend ein neuer Lebensabschnitt, als der König ihn im Dezember 1816 aufforderte, zusammen mit dem damals gerade zum Adjunkten in der Botanik beförderten Carl Friedrich Martius eine zweijährige Forschungsreise nach Brasilien zu unternehmen. Schon wenig später, am 6. Februar 1817, brachen beide über Wien zum Hafen Triest auf. König Maximilian hatte schon 1815 eine ,,literärische Sendung", wie es damals hieß, zur Erforschung des tropischen Südamerika geplant und die Akademie beauftragt, entsprechende Vorschläge zu machen. Die unerwartete Rückkehr Napoleons von Elba dürfte jedoch dieses Vorhaben vereitelt haben. Anlaß für den ziemlich überstürzten Aufbruch der beiden war die Möglichkeit, sich einer vom Kaiser von Österreich ausgerüsteten, großangelegten naturwissenschaftlichen Expedition nach Brasilien anzuschließen, die im Gefolge der Erzherzogin Leopoldine, der späteren Gemahlin des Kaisers von Brasilien, Don Pedro I., im April von Triest nach Rio de Janeiro segeln sollte.

Spix hatte Martius 1812 als jungen Studenten in Erlangen kennengelernt, als er dort gemeinsam mit v. Schrank die berühmte naturkundliche Sammlung des damals gerade verstorbenen Professors Schreber, der noch ein Schüler Carl von Linné gewesen war, für die Akademie erwarb. Martius wurde mit zwanzig Jahren, 1814, in Erlangen zum Dr. der Medizin promoviert und noch im gleichen Jahr als Eleve bei der Akademie im Botanischen Garten angestellt. Das weitere Leben von Spix und von Martius hat die fast vierjährige Brasilienreise geprägt, von der sie mit einer überaus reichen Ausbeute an ethnologischem und naturkundlichem Material, Gesteinen, Mineralien, toten und lebenden Pflanzen und Tieren und an zoologischen, botanischen, geologischen, geographischen, meteorologischen, völker- und volkskundlichen sowie ökonomischen Aufzeichnungen im Dezember 1820 zurückkehrten. Ihr Sammlungsgut war so umfangreich, daß sogleich eigens dafür ein Museum Brasiliense geplant wurde. Der ethnographische Teil bildete später den Grundstock für das Völkerkundemuseum, wo er bis heute noch fast vollständig erhalten ist.

Schon gleich nach der Ankunft in Rio de Janeiro hatten sich Spix und Martius entschlossen, sich nicht der großen Expedition der österreichischen Kollegen anzuschließen, sondern ihre eigenen Wege zu gehen.

Sie waren die ersten Naturforscher, die die Gebiete Nordostbrasiliens, die Staaten Piauhy und Maranhão betraten und Pflanzen und Tiere unter wissenschaftlichen Gesichtspunkten im Amazonasgebiet sammelten. Ihre Reise dürfte die erfolgreichste Expedition sein, die je in Südamerika unternommen worden ist, obwohl sie nur zu zweit und finanziell nicht übermäßig gut ausgestattet waren. Täglich sollten sie mit Belegen ihre Ausgaben abrechnen und alle drei Monate diese Unterlagen nach München schicken; so stand es in ihrer Reiseanweisung.

In ihren ersten Berichten bedauern sie es immer wieder, daß sie vielmehr für die Wissenschaft tun könnten „wären wir nicht auf vier Hände beschränkt und müßte nicht Akademiker Spix als Zoologe zugleich den Jäger, Ausstopfer und Skelettierer, Dr. Martius den Botaniker und Gärtner machen und soviele kostbare Zeit dem Mechanismus opfern." Ihrer beider große Leistung darf man dem Umstand zuschreiben, daß zwei ähnlich begabte, leistungs- und begeisterungsfähige, starke Persönlichkeiten sich ergänzen und antreiben konnten. Brasilien war damals noch außerhalb der wenigen kleinen Küstenstädte und einzelner Siedlungen im Innern ein wildes, völlig unerschlossenes Land. Spix und Martius haben auf ihrer 10000 km langen Reise meist zu Fuß und unter primitivsten Lebensbedingungen unglaubliche Strapazen, Hunger, Durst und schwere Erkrankungen durchgestanden und ihre Tagebücher wohl nur an jenen Tagen nicht geführt, an denen sie im Fieberkoma lagen. Vielleicht muß man selbst die von ihnen bereisten Gebiete kennengelernt haben, um erahnen zu können, welche Energien ihr wissenschaftlicher Enthusiasmus und ihre Verantwortung für die Aufgabe, die sie nach bestem Wissen und Willen zu erfüllen gedachten, frei werden ließ.

Nach ihrer glücklichen Rückkehr mangelte es nicht an Anerkennungen und Auszeichnungen. Beide Forscher wurden sofort vom König in den Ritterstand erhoben und mit einer Leibrente ausgestattet. Spix, der die Verantwortung für die Durchführung der Reise getragen hatte, wurde außerdem zum Hofrat ernannt und später von König Ludwig sogar noch mit dem Schloß Allwind am Bodensee beschenkt. Zahlreiche Akademien ernannten sie zu ihren Mitgliedern.

Obwohl die Herren v. Spix und v. Martius im ersten Jahr kostenlos in der Maxburg in München wohnen durften, fiel ihnen das Einleben in der Heimat offensichtlich schwer. Das geht aus einem Bittschreiben an den König vom 21. VIII. 1821 hervor, in dem es um die Zuteilung von 15 Klaftern Buchenholz für jeden aus dem königlichen Holzmagazin geht. Ihre Begründung „wo wir uns ganz neu zu etablieren haben und uns die Auslagen für Wärme und Feuerung, an die wir wider unseres Verschuldens so sehr gewöhnt sind, sehr empfindlich fallen".

Spix hatte, 13 Jahre älter als Martius, die Strapazen der Reise nicht so gut wie dieser überstanden und kränkelte schon auf dem Heimweg vom Amazonas. Dennoch begann er sofort mit der Erschließung des Expeditionsmaterials und gemeinsam mit Martius arbeitete er mit Nachdruck an der Herausgabe des großen dreibändigen Reiseberichts. Als der erste Band 1823 erschien, fand er sogleich größte Anerkennung; unter anderem auch bei Goethe und Humboldt. Bereits während der Zusammenstellung des zweiten Bandes starb Spix am 15. Mai 1826. Eine Erholungsreise nach Meran (1824) und eine Kur zu den Schwefelquellen von Aachen (1825), die er gleichzeitig noch benutzte, die Universität Leiden zu besuchen, hatten ihn nicht von dem „nervösen Typhus" wie man seine tropische Erkrankung nannte, befreien können. Auf dem Alten Südlichen Friedhof von München erinnert ein Grabstein an die dort ruhenden Gebeine des „viri sagacissimi, integerrimi", des scharfsinnigsten und unbescholtesten Mannes Dr. Johannis de Spix.

Trotz der schlechten körperlichen Verfassung und der wenigen Zeit, die Spix nach der Rückkehr aus Südamerika noch geschenkt war, hat er die Wirbeltiere seiner Ausbeute, insgesamt 498 Arten, Primaten (35), Fledermäuse (17), Vögel (289), Eidechsen (42), Schlangen (44), Schildkröten (18) und Frösche (53) in fünf großen, kostbar illustrierten Bänden beschrieben. Sie gehören heute noch zur Grundlage der Systematik der tropischen Fauna Südamerikas.

Als 1827 die Universität von Landshut nach München verlegt wurde, übernahm Gotthilf Heinrich von Schubart als Ordinarius für Zoologie das Erbe von Spix in der Akademie. Ihm ist es zu verdanken, daß die Mollusken von Johannes A. Wagner, die Fische von Louis Agassiz und die Insekten von Maximilian Perty weiter bearbeitet und die Ergebnisse veröffentlicht wurden. Ein beachtlicher Teil dieses Originalmaterials aus der ersten Zeit zoologischer Forschung in München, ist in der Staatssammlung erhalten geblieben und stellt heute noch gefragtes Typenmaterial dar.

Die von Spix und von Martius gemeinsam erbrachte Forschungsleistung ist für die Kenntnis des Subkontinents Brasilien vergleichbar hoch einzuschätzen wie das Wirken von Alexander v. Humboldt für die übrigen Länder des tropischen Amerika. Allein die in dem umfangreichen Werk „Reise in Brasilien 1817–1820" zusammengefaßten Tagebuchaufzeichnungen, Daten, Beobachtungen und Beschreibungen, die sich ja nicht nur auf naturkundliche Bereiche beschränken, sondern ebenso unzählige sehr detaillierte Angaben über die Menschen und die Wirtschaft des Landes bringen, sind auch heute noch eine unverzichtbare Informationsquelle für jede Art von Brasilienforschung, die noch lange nicht ausgeschöpft ist. Über lange Zeit blieb das dem Reisebericht beigelegte Kartenwerk, das mit Hilfe der von Spix und Martius erbrachten Unterlagen in München erstellt worden war, die Grundlage für Karten vom Osten Brasiliens und von Amazonien. Die Namen der beiden Bayern haben heute noch einen guten Klang in Brasilien, nicht zuletzt weil das Reisewerk frühzeitig in guten portugiesischen Übersetzungen vorlag.

Für die Wissenschaft und für die weitere Erforschung Südamerikas war der frühe Tod von Spix, er starb mit 45 Jahren, ein großer Verlust. Eine zweite Reise nach Brasilien war bereits geplant. Sein hoffnungsvoll begonnenes wissenschaftliches Werk konnte nicht ausreifen. Was ihn letztlich zutiefst bewegte, war das Bemühen um das Verständnis der großen Zusammenhänge in der Natur, die Evolution der Organismen und ihre Einbindung in die belebte und die unbelebte Umwelt.

Für die Zoologen, die nach ihm in München ihre Wirkungsstätte fanden, war und bleibt Spix ein würdiger Beginn.

Verzeichnis der von Johann Baptist Ritter von Spix verfaßten Arbeiten

1809 Mémoire pour servir à l'histoire de l'astérie rouge, asterias rubens, Linn.; de l'actinie coriacée, actinia coriacea, Cuv.; et de l'alcyon exos. – Ann. Mus. d'hist. nat. **13**: 438–459

1811 Geschichte und Beurtheilung aller Systeme in der Zoologie nach ihrer Entwicklungsfolge von Aristoteles bis auf die gegenwärtige Zeit. – Nürnberg, Schrag'sche Buchhandlung I – XIV; 710 pp.

1814a Abhandlung über die Affen der alten und der neuen Welt im Allgemeinen, insbesondere über den schwarzen Heulaffen (Simia Belzebul Linné) und über den Moloch (Simia Moloch Hofmannsegg) nebst den Abbildungen der beiden Letzten (Tab. XVII, XVIII), und einem Verzeichnis aller bis jetzt bekannten Affenarten. – Denkschr. d. Kgl. Akad. d. Wiss. München: 321–342, 2 Taf.

1814b Darstellung des gesamten inneren Körperbaues des gemeinen Blutigels (Hirudo medicinalis Linné). – Denkschr. d. Kgl. Akad. d. Wiss. München: 183–224, 2 Taf.

1815 Cephalogenesis sive capitis ossei structura, formatio et significatio per omnes animalium classes, familias, genera ac aetates digesta, atque tabulis illustrata, legesque simul psychologiae, cranioscopiae ac physiognomiae inde derivatae. – Typis Francisci Seraphici Hübschmanni, Monachii: 11 u. 72 pp; 9 Taf.

1820 Ueber ein neues vermuthlich dem Pteropus Vampirus Linn. zugehöriges Petrificat aus den Solenhofer Kalkbruch in Baiern. – Denkschr. d. Kgl. Baier. Akad. d. Wiss., math.-phys. Cl. **6**, Abt. 4: 59–68, 1 Taf. München.

1821 Brasilien in seiner Entwicklung seit der Entdeckung bis auf unsere Zeit. – Eine Rede zur Feyer des Maximilians-Tages. – Denkschr. d. Kgl. Akad. d. Wiss. München: 1–44

1823 Simiarum et vespertilionum Brasiliensium species novae ou histoire naturelle des espécies nouvelles de singes et de chauves – souris observées et recueillies pendant le voyage dans l'interieur du Brésil. – Typis Francisci Seraphi Hybschmanni, Monachii: I–VIII, 1-72, 28 Taf.

1824a Animalia nova sive species novae testudinum et ranarum, quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I Bavariae Regis suscepto collegit et descripsit. – Typis Franc. Seraph. Hübschmanni, Monachii: 1–29, 22 Taf.

1824b Avium species novae, quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I Bavariae Regis suscepto collegit et descripsit. – Typis Franc. Seraph. Hübschmanni, Monachii: Tom. I, 1–90, 91 Taf.; Tom. II, 1–85, 109 Taf.

1824c J. B. v. Spix & J. G. Wagler: Serpentum Brasiliensium species novae ou histoire naturelle des espéces nouvelles de Serpens recueillies et observées pendent le voyage dans l'interieur du Brésil dans les années 1817, 1818, 1819, 1820. – Typis Franc. Seraph. Hübschmanni, Monachii: 1–75, 26 Taf.

1825a Animalia nova sive species novae lacertarum, quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I Bavariae Regis suscepto collegit et descripsit. – Typis Franc. Seraph. Hübschmanni, Monachii: 1–26, 28 Taf.

1825b Ueber eine neue Landschnecken-Gattung (Scutelligera Ammerlandia) in Ammerland am Starenberger See in Baiern gefunden. – Denkschr. d. Kgl. Akad. d. Wiss. München. 9: 121–124, 1 Taf.

Gemeinsam mit von Martius

1817–1819 Berichte und Briefe aus Brasilien in Fortsetzungen in: Eos – eine Zeitschrift aus Baiern, zur Erheiterung und Belehrung. –

1823/1828/1831 Reise in Brasilien auf Befehl Sr. Majestät Maximilian Joseph I König von Baiern in den Jahren 1817–1820 gemacht und beschrieben. 3 Bde und 1 Atlas – Verlag M. Lindauer, München. 1388 pp.

1825 Carte générale de l'Amérique méridionale en deux grand feuilles, d'aprés les observations et les cartes spéciales rapporties du voyage dans l'intérieur du Brasil pendant des années 1817 – 20. Munich.

Arbeiten über von Spix

Anonymus 1826: (Nachricht vom Tode v. Spix). – Fränkischer Merkur **140**, 20. Mai

— — 1835: Johannes von Spix. – Faunus **2**: 7–8

— — 1839: Johann Baptist v. Spix. Eine biographische Skizze. – Vaterländisches Magazin für Belehrung, Nutzen und Unterhaltung, insbesondere zur Beförderung der Vaterlandskunde. – Kunst und Industrie, München, **15**: 117–120

Balss, H. 1926: Die Zoologische Staatssammlung und das Zoologische Institut. – In: Müller, K. A. von (Hrsg.): Die wissenschaftlichen Anstalten der Ludwig-Maximilian-Universität zu Mün-

chen. Chronik zur Jahrhundertfeier, im Auftrag des akademischen Senats herausgegeben: 300–315

FITTKAU, E. J. 1981: Münchens erster Zoologe Johann Baptist Ritter von Spix, 1781–1826. – Jahrbuch, Bayerische Akademie der Wissenschaften: 57–60

— — 1982: Laudatio auf Ritter von Spix. Jahresbericht 1981 der Generaldirektion der Staatlichen Naturwissenschaftlichen Sammlungen Bayerns: 35–42

MÄGDEFRAU, K. 1980: Leben und Werk des Botanikers Carl Friedrich Philipp von Martius (1794–1868) (Einführung). – In: MÄGDEFRAU, K. (Hrsg.): Reise in Brasilien in den Jahren 1817–1820. Von Joh. Bapt. von Spix und Carl Friedr. Phil. von Martius. Unveränderter Neudruck. Brockhaus, Stuttgart: I–XIII.

MARTIUS, C. F. Ph. VON 1829: Memoriae Joa. Bapt. de Spix. – In: C. F. Ph. de Martius (Ed.) und L. Agassiz: Selecta genera et species piscium quos in itinere per Brasiliam annis 1817–1820 jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I Bavariae Regis Augustissimi peracto collegit et pingendos curavit Dr. J. B. de Spix . . . – München, C. Wolf.

MEISSNER, C. F. 1869: Denkschrift auf Carl Friedrich Phil. von Martius. – G. Franz, München: 28 S.

SOMMER, F. 1953: A vida do botânico Martius. – Arquivos Historicos **12**, São Paulo: 1–184

STÖSSEL, A.: 1933: Johann Baptist von Spix, Zoologe und Amerikaforscher. Zum 300. Gedenktag der Zerstörung der Stadt Höchstadt a. d. Aisch durch die Armee des Herzogs Bernhard von Weimar am 10. März 1633. – Heimat- und Verschönerungsverein Höchstadt: 58–60

TIEFENBACHER, L. 1982: Johann Baptist von Spix und die erste bayerische Expedition durch Brasilien (1817–1820). – Chiarivari (2): 3–10

VANZOLINI, P. E. 1981: Introduction. – In: SPIX, J. B. VON & J. G. WAGLER: Herpetology of Brazil (Reprint)

WÖLKER, A. 1980: Aus der Geschichte der Stadt Höchstadt a. d. Aisch. Selbstverlag, Höchstadt: 220–224

Anschrift des Autors:
Priv.-Doz. Dr. E. J. Fittkau,
Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1b, 8000 München 19

SPIXIANA	Supplement 9	19–21	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Ritter von Spix, der Münchner Zoologe

Grußworte der Bayerischen Akademie der Wissenschaften

Von H. Autrum

Im Auftrag der Bayerischen Akademie der Wissenschaften und im Namen ihres Präsidenten begrüße ich die heutige Festversammlung aus Anlaß des 200. Geburtstages von Johann Baptist Ritter von Spix am 9. Februar 1781.

Spix, seine Reise nach Brasilien und seine wissenschaftliche Arbeit sind mit der Akademie eng verbunden. Dazu einige Daten: Spix trat 1801 in das fürstbischöfliche Klerikalseminar zum Guten Hirten in Würzburg ein, um Theologie zu studieren. Zwei Jahre später, 1803, übernahm der 28jährige Friedrich Wilhelm Joseph Schelling eine Professur in Würzburg. Seine Vorlesungen hörte der Alumne Spix des Priesterseminars mit heller Begeisterung, wenn auch zum Unwillen des Fürstbischofs, der gegen die Vorlesungen Schellings Protest einlegte und 14 Alumnen des Priesterseminars, darunter Spix, wegen verbotenen Besuchs der Vorlesungen von Schelling nahelegte, aus dem Seminar auszuscheiden.

Schelling wurde 1806 Mitglied der Bayerischen Akademie der Wissenschaften und zugleich Direktor der Akademie der bildenden Künste. Der hochbegabte und vielseitig interessierte Johann Baptist Spix war schon in Würzburg dem Professor Schelling aufgefallen; Spix studierte in Würzburg Medizin, nachdem er das Theologiestudium hatte aufgeben müssen. 1806 wurde er Doktor der Medizin. Es war Schelling, der Spix als Adjunkten – heute würden wir sagen, als wissenschaftlichen Angestellten – der Königlich Bayerischen Akademie nach München holte. Da die Interessen von Spix auf den Gebieten der Anatomie und Zoologie lagen, sorgte Schelling bei der Bayerischen Regierung dafür, daß Spix zunächst zur Vertiefung seiner Kenntnisse und zur weiteren Ausbildung 1808 auf Staatskosten nach Paris, Italien und der Schweiz reisen konnte. Paris war damals das Zentrum naturwissenschaftlicher und biologischer Forschung. 1793 hatte der Convent auf dem Gelände des Jardin des Plantes in Paris in großzügigster Weise das Musée d'Histoire Naturelle mit 12 Lehrstühlen geschaffen. Ich nenne nur zwei Namen: Cuvier und Lamarck, zwei hochbedeutende Gelehrte, die zwar im Spekulativen sehr verschiedene Auffassungen vertraten, aber die zoologische Forschung über 100 Jahre lang maßgebend beeinflußt haben.

Nach seiner Rückkehr von diesen Studienreisen arbeitete Spix als Adjunkt der Akademie an seiner „Geschichte und Beurtheilung aller Systeme der Zoologie von Aristoteles bis auf unsere Zeit", ein Werk, das 1811 erschien und den Einfluß und die Anregungen durch Cuvier und Schelling deutlich zeigt. Spix wurde daraufhin Konservator der zoologisch-zootomischen Sammlungen der Akademie und 1813 deren ordentliches Mitglied.

Die Akademie der Wissenschaften hatte ihren Sitz im Wilhelminum, dem 1585–1590 von Herzog Wilhelm erbauten Jesuitenkollegium in der Neuhauser Straße 51. Die Renaissance-Fassade des Gebäudes ist erhalten geblieben, das übrige Gebäude brannte im Zweiten Weltkrieg aus. Heute befindet sich das Bayerische Statistische Landesamt dort.

Damals waren hier außer der Akademie der Wissenschaften die Akademie der bildenden Künste und die Königliche Staatsbibliothek untergebracht. Das Gebäude reichte schon damals für alle diese Aufgaben kaum aus. Das dauerte bis in das erste Drittel dieses Jahrhunderts, wenngleich 1843/44 die Staatsbibliothek und die Hochschule der bildenden Künste 1884 eigene, großzügige Gebäude erhielten und

der sich ausweitenden Akademie im Wilhelminum Platz machten. Noch bis in die 30er Jahre dieses Jahrhunderts blieb die Akademie in ihrem alten Gebäude. Wie es dort aussah, beschreibt Paul Lehmann (Geist und Gestalt, Hrsg. F. Baethgen, Bd. 1, S. 31; Beck: München 1959) sehr anschaulich:

,,Halbdunkel herrschte und umfing den Besucher fast überall im Wilhelminum, sei es, daß man durch das Hauptportal an der Neuhauser Straße unter den Sammlungen hindurchging, die damals (1908) noch der Akademie unterstanden, sei es, daß man den kopfsteingepflasterten Hof durchschritten hatte, sei es, daß man vom Seiteneingang an der Kapellenstraße ins eigentliche Akademiegebäude gelangte. Halbdunkel im rechts vom Hofportal gelegenen Festsaal, Halbdunkel eine Treppe hoch im höchst bescheiden eingerichteten, lange Zeit nicht einmal mit einer Schreibmaschine ausgestatteten Sekretariat, Halbdunkel in den würdig ausgestatteten Zimmern des Syndikus und des Präsidenten und in den sich daran anschließenden Sitzungssälen; Halbdunkel in den beiden Räumen von Archiv und Bibliothek, wo mir als wissenschaftlichem Hilfsarbeiter seit 1908 ein Tisch, ein Stuhl und ein Schrank in einer Primitivität eingeräumt waren, an der sich heute auch der jüngste Mitarbeiter einer der Kommissionen stoßen würde. Jedoch der Geist, der in der Akademie herrschte, erleuchtete das Halbdunkel nach dem Leitspruch, den man – Vergil folgend – über dem Tor der Akademie in schlichter Form angebracht hatte:

Rerum cognoscere causas

Den Dingen auf den Grund gehen, forschen ohne zu blenden – das bestimmte (und bestimmt) das ganze Tun der Akademie trotz der Unzulänglichkeit der Räume und der Hilfsmittel an Gut und Geld, die der jeweilige Präsident am Schluß seiner Festrede vor dem Prinzregenten und den Ministern immer wieder betonte. Aber es war doch eine glückliche Zeit der stillen Arbeit, von der die Bevölkerung Münchens wenig Kenntnis nahm, nicht zuletzt deshalb, weil die Akademie sich niemals propagandistisch gebärdete".

Heute residiert die Bayerische Akademie der Wissenschaften in repräsentativen Räumen in der Residenz. Ihren Grundsätzen, wie Paul Lehmann sie formulierte, ist sie treu geblieben.

Schon zu Zeiten von Schelling und Spix waren die Räume der Alten Akademie eng und kaum ausreichend für ihre Aufgaben. Als Spix und der Botaniker Martius im Jahr 1820 von ihrer epochalen Brasilienreise zurückkehrten, wurden die beiden erfolgreichen Forscher zwar glänzend und ehrenvoll empfangen, aber die zahlreichen mitgebrachten Kisten mit ihrem kostbaren Inhalt konnten nur durch Zusammendrängen anderer Sammlungen notdürftig untergebracht werden. Trotz der Enge bearbeiteten Spix und Martius das mitgebrachte Material. In den Jahren 1823–1831 erschienen dann die drei Prachtbände ,,Reise in Brasilien", deren 3. Band nach dem Tod von Spix, 1826, von Martius allein bearbeitet wurde.

Nach dem frühen Tod von Spix ließ sein Nachfolger die ethnographischen Gegenstände aus dem zoologischen Kabinett entfernen und verbannte sie in den dritten Stock, wo kein Platz zu ihrer Bearbeitung vorhanden war. Diese Trennung besteht noch heute: Die ethnographischen Objekte sind heute im Museum für Völkerkunde in der Maximilianstraße, die zoologischen in der Zoologischen Staatssammlung. Es gab zwar Bestrebungen, die wertvollen und einmaligen Sammlungen in einem Museum Brasilianum zusammenzufassen. Das war ein weitblickender Plan, lebhaft vom Bayerischen König Maximilian I. unterstützt. Mit seinem Tod (1825) wurden die Akten über dieses, Bayern und Brasilien in ganz besonderer Weise verbindende Museum geschlossen.

Lassen Sie mich noch zweierlei zum vollen Verständnis der Arbeiten von Spix ergänzen:

Das eine: Spix war einerseits von den Gedanken der Naturphilosophie von Schelling und andererseits von der weitgehend rational-induktiven, systematischen und systematisierenden französischen Naturwissenschaft bestimmt. Das war zu jener Zeit eine fruchtbare Synthese. Betonte doch Schelling immer wieder, daß das *totum mundi,* die Ganzheit der Welt in ihren Einzelheiten erscheint und diese in die Einheit des *totum mundi* eingeordnet werden müßten. Daß manchem Mitglied der Akademie die Spezialisierung von Spix auf die Zoologie zunächst verdächtig war, ist daher zu verstehen und nicht verwunderlich. Spix und Martius erhielten denn auch expressis verbis den Auftrag, ,,an die Beachtung der verschiedenen Sprachen, der Volkseigentümlichkeiten, der mythischen und historischen Überlieferungen, der älteren und neueren Monumente, als Schriften, Münzen, Idole, und überhaupt alles dessen, was über den Kulturzustand und die Geschichte der Ureinwohner sowohl, als der sonstigen Be-

wohner Brasiliens Licht verbreiten könnte, oder sich auf die Topographie und Geographie jenes so wenig bekannten Landes bezieht" zu denken (Spix-Martius I, p. 7). Das haben sie getreulich befolgt.

Das andere: In München gab es zu Beginn des 19. Jahrhunderts keine Universität; sie wurde erst 1826 von Landshut nach München verlegt. 1827 wurde dann auf den ersten Lehrstuhl für Zoologie der Naturphilosoph Gotthilf Heinrich von Schubert aus Erlangen und 1828 auf den Lehrstuhl für Physiologie, beide in der medizinischen Universität, Lorenz Oken berufen. Für beide war, ausgehend von Kant und Schelling, die Frage der Naturwissenschaft: Wie muß das in der Beobachtung Gefundene gedacht werden, um als Offenbarkeit des verborgenen Seienden, d. h. als notwendiger Gedanke gedacht zu werden. Für beide war also das Einzelwissen in einen großen erkenntnis-theoretischen Rahmen einzuordnen und notwendig eingeordnet. Leider vermissen wir heute gerade eine solche Besinnung auf die wissenschaftstheoretischen Grundlagen bei der überwiegenden Mehrzahl der wissenschaftlich Tätigen in den Naturwissenschaften, insbesondere in der Biologie. Sicher überwog diese theoretische Einstellung bei von Schubert die Forschung am und über den einzelnen Gegenstand, dem Objekt zu sehr. Aber die Berufung von Oken und von Schubert zeigt, was der damaligen Zeit wichtig und wesentlich war: Die spekulative Ordnung der Welt, das „Universum als Fortsetzung unseres Sinnessystems", dies der Titel eines Werkes von Oken aus dem Jahr 1808. Spix wäre als Lehrer an der Universität wohl in der Lage gewesen, beides, Philosophie und konkrete Forschung, in ausgewogener Weise zu verbinden. Von Schubert gab seine, 1806 in Dresden gehaltenen Vorlesungen 1808 unter dem Titel „Von der Nachtseite der Natur" heraus. Es war ein Werk ganz im Geist der damaligen Naturphilosophie. Zur Zoologie hat von Schubert nichts beigetragen; sein Einfluß auf die deutsche Romantik, auf Jean Paul, mit dem von Schubert befreundet war, auf Kleist, E. T. A. Hoffmann, die beiden Schlegel war jedoch bedeutend.

Auf von Schubert folgten in einer Spanne von über 100 Jahren nur drei Ordinarien der Zoologie: 1854 Karl Theodor Ernst von Siebold, 1885 Richard von Hertwig und 1925 der Nobelpreisträger Karl von Frisch. Diese drei verschafften der Zoologie in München Weltruf und machten das Institut, das immer noch in der Alten Akademie untergebracht war, zu einem der bedeutendsten, wenn nicht dem bedeutendsten der Welt. Erst 1932 zog das Institut dann aus dem Wilhelminum in das jetzige Zoologische Institut in der Luisenstraße um. Karl von Frisch, dem in der ersten Münchener Zeit auch die Zoologische Staatssammlung noch unterstand, wurde 1886 geboren. Er feiert heute in völliger geistiger Frische seinen 95. Geburtstag. Lediglich seine Schwerhörigkeit hindert ihn, heute hier zu sein. Ich darf aber von ihm als dem einstigen Direktor der Zoologischen Staatssammlungen, der heutigen Versammlung seine herzlichen Grüße und die besten Wünsche übermitteln.

Anschrift des Autors:
Prof. Dr. Dr. h. c. H. Autrum,
Geschäftsführender Sekretär der mathematisch-naturwissenschaftlichen Klasse
der Bayerischen Akademie der Wissenschaften,
Marstallpl. 8, D-8000 München 22

SPIXIANA	Supplement 9	23–24	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Gedanken zur Zoologischen Forschung in München

Grußworte des Zoologischen Instituts der Universität München

Von G. Neuweiler

Das Verhältnis zwischen heranwachsenden Kindern und dem Elternhaus ist spannungsreich und geprägt von großzügiger Mißachtung all dessen, was Eltern wichtig erscheint. In reiferen Jahren freilich wandelt sich diese jugendliche Arroganz zur nachdenklichen Einsicht in die Grundsätze, von denen sich die Eltern leiten ließen.

Diese ambivalente Beziehung zwischen Vätern und Söhnen kennzeichnet in der Zoologischen Wissenschaft auch das Verhältnis zwischen Museen und Zoologischen Instituten.

Hier in München ist diese Analogie wörtlich zu nehmen, denn die Zoologische Staatssammlung existierte als Einrichtung der Akademie bevor es ein Zoologisches Institut gab. Als 1826 die Universität aus Landshut nach München kam, wurde Heinrich v. Schubert in Personalunion Leiter der Sammlung und Ordinarius für Zoologie. Aus der Sammlung hat sich naturwüchsig, ohne formellen Gründungsakt, das Zoologische Institut herausentwickelt. Doch die institutionelle Einheit blieb lange, bis in unser Jahrhundert hinein, erhalten.

Diese personelle und institutionelle Verklammerung darf nicht darüber hinwegtäuschen, daß sich Sammlung und Institut inhaltlich rasch auseinanderentwickelten. Dies lag an der stürmischen Entwicklung der Zoologie zu einem experimentellen Fach.

Während die Museen sich auf die sogenannten klassischen Disziplinen Systematik, Evolution, Vergleichende Morphologie konzentrierten, begannen die Institute analytisch-experimentell zu arbeiten.

Der Einzug komplexer Methoden aus der Chemie und der Physik hat die Biologie in wenigen Jahrzehnten zur blühendsten Naturwissenschaft unserer Zeit gemacht und uns großartige Einsichten in biologische Gesetze geliefert.

Aber der genetische Kode wurde in biochemischen, biophysikalischen und mikrobiologischen Instituten entschlüsselt, die Funktionsweise der Nervenzellen in physiologischen oder physiologisch orientierten zoologischen Labors beschrieben. Auch die Sprache der Bienen wurde nicht in einem Museum entdeckt, sondern draußen in Brunnwinkel und im Erdinger Moos von einem Zoologen freilich, Karl von Frisch, der sich immer sein eigenes privates Museum hielt und sich damit den Blick für die Vielfalt der Organismen und ihrer Funktionen bewahrte.

Die strahlenden Erfolge der experimentellen Biologie, die jede Neuerung der Technik, seien es Laserstrahlen oder Röntgenstrukturanalyse, seien es Integrierte Schalttechnik oder Computertomographie, begierig in ihren Methodenkanon integrierte, verdeckten bis vor kurzem den Blick auf die kontinuierlichen Arbeiten der Museen und die fundamentale und unverzichtbare Bedeutung musealer Zoologie für die moderne Wissenschaft.

Die naive und törichte Euphorie, man könne eines Tages das Leben vollständig mit physikalischen und chemischen Gesetzen beschreiben, ist inzwischen der Einsicht gewichen, daß ein solcher Reduktionismus genau am Kern der Biologie vorbei zielt. Man hat begriffen, daß die Mannigfaltigkeit der Natur, der unübersehbare Formen- und Artenreichtum, den uns der historische und immer noch andauernde Prozeß der Evolution beschert hat, keine Spielerei, kein Epiphänomen von höchstens ästhetischem Interesse darstelle.

Vielmehr bildet diese Varianz und Variabilität für das Leben ein konstituierendes Element. Wer die Gesetzmäßigkeiten dieser Mannigfaltigkeit und Anpassungsfähigkeit der Tiere verstehen will, muß die Organismenvielfalt kennen, ihr Zusammenwirken mit den belebten und unbelebten Faktoren ihrer Biotope verstehen lernen. Das ist die Domäne der Zoologischen Sammlungen.

So ist die klassische Zoologie ironischerweise gerade von denen wiederentdeckt worden, die meinten endgültig auf sie verzichten zu können. Symptomatisch für diese Entwicklung steht Manfred Eigen, ein Physikochemiker und Nobelpreisträger, der zum Evolutionsforscher wurde und seine Methoden und Denkansätze in diese alte Disziplin einbrachte.

Die Sturm- und Drangperiode der jungen, experimentellen Zoologie geht zu Ende. Man entdeckt Wahrheiten wieder, die andere längst gefunden und verkündet hatten, wir hörten ihnen nur nicht mehr zu. So rücken die Museen, die Sachwalter der Mannigfaltigkeit der Natur wieder in den Bereich der aktuellen Forschung.

Das Artspezifische, das Spezielle und nicht mehr ausschließlich das allgemeine Gesetz hat wieder Konjunktur in der Biologie. Heute gibt es keine Fürsten, die Wissenschaftler wie Ritter von Spix mit einem Sammelauftrag nach Südamerika entsenden, auch keinem Akademie- oder DFG-Präsidenten unserer Zeit käme eine solche enzyklopädische Aufgabe in den Sinn.

Die Fragestellungen sind speziell, präzise und multidisziplinär geworden. Der Zufall will es, daß die systematisch-ökologischen Interessen des Direktors der Staatssammlung, Dr. Fittkau, und meine eigenen neurobiologischen uns vor kurzem veranlaßt haben, eine junge Wissenschaftlerin nach Südamerika zu schicken, um eine gemeinsame Fragestellung zu lösen.

So haben „Vater und Sohn", Museum und Zoologisches Institut im Sinne einer modernen Zoologie doch wieder zusammengefunden. Unser kleines, gemeinsames Projekt, entstanden aus der Notwendigkeit unterschiedliche Ansätze und Methoden auf ein Objekt zu fokusieren, möge als Zeichen einer intensiver werdenden Kommunikation zwischen Museum und experimenteller Zoologie verstanden werden.

Fortschritt pflegt sich nur dort einzustellen, wo sich Fachgrenzen öffnen und Denkbarrieren fallen. Auch die Zoologie ist mehr als die Summe ihrer Teile, sofern diese miteinander agieren. Diese Festveranstaltung ist Ausdruck einer solchen Haltung und so blicke ich mit einem gewissen Optimismus in die Zukunft unserer Institutionen: Sammlung und Institut, eine Familiengeschichte mit Happy-end? Diese Hoffnung ist begründet.

Anschrift des Autors:
Prof. Dr. G. Neuweiler,
Zoologisches Institut der Universität,
D-8000 München 2, Luisenstr. 14

Brief von J. B. Spix an den königlich bayerischen Gesandten, Baron von Steinlein, in Wien.

Euer Exzellenz

beeilen wir uns zu benachrichtigen, daß wir am 20t d.
in der Nacht von Pola abgereist und gestern am 27t Mittags
dahier eingetroffen sind. So günstig der Wind bei unserer
Abreise war, so ungünstig wurde er uns in den letzten Tagen.
Wir waren schon 40 Meilen über malta gegen Gibraaltar
als uns sein conträrer, heftiger Wind hierher zurückwarf.
Derselbe wurde zuletzt so heftig, daß die untere Batteria
unter das Wasser kam, die Tische und Personen von
einer Seite zur anderen geworfen wurden. Glücklicher
Weise erreichten wir den Hafen und bereiten uns schon
wieder zur fernen Abreise vor.
Wir wagen uns der ferneren Gewogenheit
zu empfehlen und verbleiben

Maltha den 28t April 17.

Euer Exzellenz

ergebenst gehorsamste
Spix
Martius

Quelle: Bayerisches Hauptstaatsarchiv, München

Euer Excellenz

beehren wir uns zu benachrichtigen, daß wir am 20ten
in der Nähe von Pola abgereist und gestern am 27ten März
daselbst eingetroffen sind. Da günstig der Wind bei unserer
Abreise war, so ungünstig wurde er uns in den letzten Tagen.
Wir waren schon 40 Meilen über Malta gegen Gibraltar
als uns ein contrairer, heftiger Wind hinderte zurückzukehren.
Derselbe wurde zu Lande so heftig, daß die unteren Lattenwerke
unter der Last, die Tische und Pferdeställe von
einer Seite zur andern geworfen wurden. Glücklicher
Weise verunglückten wir den Hengsten und Barbaren nur schon
wieder zur Fremdenabreise an.
Wir wagen uns der fremdenen Gemüthlichkeit
zu empfehlen und verbleiben

Euer Excellenz

Malta den 28ten April 17.

ergebenst gehorsamste
Zeis
Marsdin.

SPIXIANA	Supplement 9	29–31	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Die Bedeutung von Johann Baptist von Spix für die Erforschung der Vogelwelt Brasiliens

Von **Helmut Sick**

Museu Nacional, Rio de Janeiro

Abstract

The Importance of von Spix for the Investigation of the Avifauna of Brazil.
From his Brazilean collection von Spix described a total of some 220 species of birds, 67 of which "survived" according to recent classification. A brief history of the work gives an appreciation of this important naturalist.

Die große Bedeutung, die Spix für die systematische Zoologie hat, kann niemand besser beurteilen als derjenige, der, wie der Verfasser, ständig in Brasilien über Wirbeltiere arbeitet, und zwar besonders über Vögel.

Jeder, der von Spix spricht, sieht sich sogleich veranlaßt, diesen gegenüber Martius, seinen viel berühmter gewordenen Reisegefährten, in Schutz zu nehmen. Martius wurde einer der bekanntesten Naturforscher aller Zeiten. Wer weiß etwas von Spix?

Als die Reise von Spix und Martius begann und während derselben (1817–1820), sah das ganz anders aus. Spix wurde vom König von Bayern beauftragt, die wissenschaftliche Expedition, welche aus Anlaß der Übersiedlung der Prinzessin Leopoldina nach Brasilien ausgerüstet wurde, anzuführen. Spix war als angesehener Akademiker 1811 an die Bayrische Akademie der Wissenschaften berufen worden. Ein Jahr später veranlaßte er, daß Martius, der damals erst 18 Jahre alt war und in Erlangen lebte, zum Studium ans Münchner Museum kam. So war Spix einer der ersten, die Martius den Weg ebneten. Beide bereiteten alsdann die Brasilienreise gemeinsam vor, unter Anführung von Spix, der ältere und in der akademischen Rangordnung höhere; Martius war für die Botanik verantwortlich.

In diesen wenig bekannten Tatsachen finden wir den Grund dafür, daß die Reise der beiden Forscher immer als diejenige von ,,Spix und Martius" zitiert wird. Die Untrennbarkeit dieser Namen führt in Brasilien gar dazu, daß ,,Spix e Martius" fast wie ein Doppelname erscheint, gemäß ,,Costa e Silva" oder ,,Mariz e Barros".

Daß später Martius den älteren Kollegen weit überflügelte, war allein schon eine Zeitfrage. Während Spix nur 6 Jahre zur Ausarbeitung seines Materials verblieben, standen Martius nach seiner Rückkehr in der Heimat 48 Jahre zur Verfügung. Wie Martius Spix überstrahlt, zeigte sich unlängst wieder in der vortrefflichen Neuausgabe der ,,Reise in Brasilien" (in 3 Bänden + Atlas, Brockhaus, Stuttgart, 1966/67, 2. Aufl. 1980), die man mit einem Lebensbild von Martius und einer Lithographie desselben ausstattete, in der hingegen Spix nur beiläufig im biographischen Text über Martius Erwähnung findet und nicht abgebildet ist. Anläßlich der Gedenkfeiern zum 100. Todestag von Martius 1968, sorgten wir im Museu Nacional in Rio auch für eine Würdigung von Spix (Vortrag, gehalten vom Verfasser).

Auf die Reise von Spix und Martius in Brasilien einzugehen ist hier nicht der Ort. Es sei nur bemerkt, daß Spix nicht mit Johann Natterer zusammen kam, dem anderen bedeutenden Zoologen, der im wissenschaftlichen Gefolge der österreichischen Erzherzogin Leopoldina zur gleichen Zeit in Brasilien eintraf. Natterer reiste für sich und meist in anderen Gebieten; auch blieb er viel länger in Brasilien.

Spix hatte bereits während seiner Reise viel unter Fieber zu leiden und kehrte mit geschwächter Gesundheit in die Heimat zurück. Sein trotz aller Widerstände großer Fleiß ist belegt durch die Werke, die er über die Tierwelt Brasiliens hinterließ.

Die Beurteilung des Spix'schen Vogelmaterials ist nicht immer einfach. Die Diagnosen sind oft sehr kurz, ja unzureichend. Um so wichtiger ist, daß die einzelnen Stücke mit genauen Fundortsangaben versehen sind. Einige der Typen konnten nicht gefunden werden. Die handkolorierten Tafeln, welche den Text begleiten, sind oft schlecht, das heißt nicht genügend detailliert und zum Teil geradezu irreführend, da sie in verschiedenen Exemplaren des Werkes verschieden koloriert wurden.

Außer den großen Sammlungen für das Münchner Museum brachte Spix im Dezember 1820 eine beträchtliche Anzahl lebender Tiere nach Europa, besonders Affen und Papageien.

Daß der Name von Spix in Brasilien nicht nur bei Naturwissenschaftlern geläufig ist, hat zwei Gründe: 1. viele von Spix beschriebene Arten gehören zu den populärsten Vögeln des Landes, und 2. einige nur in wissenschaftlichen Kreisen bekannte, oft erwähnte Arten tragen den Namen von Spix *(spixi, spixii);* wir kommen noch darauf zurück.

Zu den „populärsten" Vögeln zählen mehrere der hauptsächlich jagdbaren Arten. Da es in Brasilien üblich ist, selbst in nicht wissenschaftlichen Texten den Namen des Beschreibers anzuführen, wird Spix häufig zitiert. Bei der Namengebung durch Spix fällt dem Kenner Brasiliens angenehm auf, daß einheimische Namen zur Bildung der wissenschaftlichen herangezogen sind, wie „jacucaca", „jacutinga", „capueira" und „saracura". Die korrekte Namengebung von Spix wurde indessen manchmal durch Unkenntnis der Tupí-Indianer-Sprache in Europa entstellt. So ist *jacquacu (Penelope)* eine sehr bedauerliche Entstellung von jacuaçu, was soviel heißt wie: der große Jacú (Betonung auf der letzten Silbe). In der Unterschrift der zugehörigen Tafel schrieb Spix richtig *Penelope jacúaçu.* Die international am leichtesten verständliche, zutreffende Schreibweise wäre wohl „jacuassu" (Sick 1965, Jacus, *Penelope,* da região Amazônica. Papéis avul. Zool. S. Paulo 17,1). Eine solche Namensänderung ist aber nicht so ohne weiteres mit den internationalen Nomenklaturregeln zu vereinigen. In der englischsprachigen Literatur wird diese *Penelope* als „Spix's Guan" zitiert.

Zu den von Spix benannten jagdbaren Vögeln gehören nicht weniger als 10 Vertreter der neotropischen Familie der Hokkohühner (Cracidae), darunter 6 Arten Mutum, die eigentlichen großen Hokkos (3 *Crax,* 2 *Mitu* und *Nothocrax urumutum),* die größten jagdbaren Waldvögel Brasiliens. Sowohl der weitverbreitete, in vielen Zoologischen Gärten gezeigte *Crax fasciolata* ist dabei, als auch der auf Südostbrasilien beschränkte, durch Bejagung und Waldvernichtung mit dem Aussterben bedrohte *Crax blumenbachi.* Eine Spix'sche Art ist gleichfalls der noch relativ häufige *Mitu tuberosa* Amazoniens, heute als Rasse von *Mitu mitu* (Linnaeus, 1766) angesehen, nachdem es kürzlich gelungen ist, den Marcgrave'schen Hokko nach über 300 Jahren in Nordostbrasilien wiederzuentdecken. Auch die prächtige, jetzt ihrer Seltenheit wegen so oft erwähnte Jacutinga, *Pipile jacutinga* (Spix) aus Südostbrasilien ist eine Cracide. Der einzige Vertreter der Fasanen, der südlich vom Amazonas vorkommt, das Zahnhuhn, *Odonthophorus,* wurde in einer Art, *O. capueira,* ebenfalls von Spix beschrieben.

Weitere bekannte, von Spix beschriebene Arten sind etwa die Steißhühner Tinamidae *Nothura boraquira* und *Nothura minor.* Von Spix stammt auch die bekannte Tinamiden-Gattung *Rhynchotus;* weiterhin 2 Trompetervögel *(Psophia leucoptera* und *Psophia viridis),* mit die berühmtesten Vögel Amazoniens. Auch die merkwürdige Orinokogans, *Neochen jubata,* ist eine Spix'sche Art.

Mehrere (mindestens 5) Papageienarten (Psittacidae) wurden von Spix beschrieben, darunter die ihrer Drosselstimme wegen so auffallende Sabiasica, *Triclaria malachitacea,* aus Südostbrasilien. Die von Spix benannte seltene *Amazona diademata* vom oberen Amazonas gilt heute als Rasse von *Amazona autumnalis.* Der kleine Spix-Blauara, *Cyanopsitta spixii* (Wagler, 1832) ist ein wichtiger Endemismus Nordostbrasiliens, um dessen Erhaltung wir jetzt besorgt sind.

Der Lerchenkuckuck *Dromococcyx phasianellus,* ein äußerst versteckt lebender Vogel, ist eine andere hervorstechende Art von Spix, ebenso die Strand-Nachtschwalbe, *Chordeiles rupestris,* die auf den schneeweißen Sandstränden Amazoniens offen neben Seeschwalben brütet, denen sie im Gefieder

ganz ähnlich ist und mit denen zusammen sie im vollen Sonnenlicht umherfliegt. SPIX traf diese Nachtschwalben auf Felsinseln im Fluß und gab ihnen deswegen den Namen „*rupestris*"; wahrscheinlich befanden sich die Vögel auf der Wanderung, zur Zeit der periodischen Überflutung ihrer Sandbänke.

Der schöne Trogonide *Pharomachrus pavoninus*, amazonischer Vertreter des Quesal (Nationalvogel von Guatemala), 2 Glanzvögel (Galbulidae) und 5 Faulvögel (Bucconidae), überaus charakteristische Familien der neotropischen Region, und 2 Spechte, wurden ebenfalls von SPIX benannt, außerdem 2 Rallen *(Aramides mangle* und *Aramides saracura)*, 1 Ibis *(Cercibis oxycerca)* und 1 Taube.

Unter den Passeriformes sind es 3 Baumsteiger (Dendrocolaptidae) und 3 Töpfervögel (Furnariidae), die von SPIX beschrieben wurden; 2 oft genannte Arten dieser Familien tragen seinen Namen: *Xiphorhynchus spixii* (Lesson, 1830) und *Synallaxis spixi* Sclater, 1856.

Weitere von SPIX getaufte neotropische Suboscines sind 5 Arten von Ameisenvögeln (Formicariidae), 1 Cotingide *(Tityra semifasciata)* und 3 bizarre Tanzvögel: *Pipra cornuta*, *Pipra coronata* und *Pipra (Teleonema) filicauda*. Ferner 5 Arten aus der riesigen neuweltlichen Familie der Tyrannidae.

Schließlich benannte SPIX noch eine Anzahl von Oscines („Singvögel"), historisch gesehen spätere Einwanderer im südamerikanischen Kontinent, nämlich 3 Stärlinge (darunter die großen amazonischen *Psaracolius angustifrons* und *Gymnostinops bifasciatus)*, 4 Tangaren und 2 Finken.

Zusammenfassend können wir sagen, daß SPIX von 1822 bis 1825 etwa 220 Vogelarten und -rassen als neu oder unter neuem Namen beschrieb, wovon allerdings nur wenig mehr als 100 heute anerkannt sind. SPIX verlor manche Entdeckung in Südostbrasilien durch die Tätigkeit des Prinzen VON WIED (1820/21) und durch die Beschreibungen LICHTENSTEIN's (Verzeichnis der Dubletten des Berliner Museums, 1823).

Unter Zugrundelegen des Werkes von DE SCHAUENSEE (1966) über die Vögel Südamerikas, zählen wir 67 SPIX'sche Arten, wohinzu aber noch viele Rassen kommen. Wir dürfen nicht vergessen, daß in der damaligen Zeit sehr viel, wenn nicht das meiste, neu war für die Wissenschaft. Die planmäßige Erschließung Brasiliens hatte ja gerade erst angefangen. Spix war unter den ersten Zoologen (soweit er nicht überhaupt der erste war), die Amazonien und Nordostbrasilien (Piauí und Maranhão) bereisten.

Spix ist einer der bedeutenden Pioniere in der Erforschung des tropischen Südamerika. Er hat unter großen persönlichen Opfern einen guten Teil der Grundlage unserer Kenntnis der Tierwelt, und speziell der Vogelwelt, dieses Kontinents geschaffen.

Anschrift des Autors:
Dr. Helmut Sick, Prof. Titular UFRJ,
Museu Nacional, Rio de Janeiro, Brasilien

SPIXIANA	Supplement 9	33–34	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Johann Baptist von Spix als Völkerkundler

Von O. Zerries

Staatliches Museum für Völkerkunde, München

Abstract

From 12-17-1819 until 2-3-1820 J. B. von Spix travelled alone from Tefé to Tabatinga. He met there the Indian tribe of the Tecuna during a festival of initiation. It was possible for him to acquire some of the masks which had been used during the rites. He acquired as well a cradle of the tribe of the Omagua at São Paulo de Olivenca.

Joh. Baptist von Spix tritt nicht zuletzt wegen seines frühen Todes als Völkerkundler hinter Carl Friedrich Phil. Martius zurück, der vor allem durch seine späteren Studien, die in seinen ,,Beiträgen zur Ethnographie und Sprachenkunde Brasiliens" (1867) ihren Niederschlag fanden, den Namen eines ,,Vaters der brasilianischen Völkerkunde" erworben hat; nichtsdestoweniger kann auch er einige besondere Verdienste auf diesem Gebiet aufweisen, die hier gewürdigt werden sollen. Sie beziehen sich auf seine Alleinfahrt vom 7. 12. 1819 bis 3. 2. 1820 auf dem oberen Amazonas, dem sog. Solimões, von Ega bis Tabatinga an der Grenze Brasiliens zu Peru, d. h. zwischen dem portugiesischen und spanischen Kolonialreich und zurück bis Manaos (damals Barra do Rio Negro). In der gleichen Zeit befuhr Martius übrigens den Rio Yapurá. Beide Forscher begegneten z. T. Angehörigen der gleichen Indianerstämme; Spix machte jedoch darüberhinaus die Bekanntschaft noch anderer Stämme, so vor allem der Tecuna (Tukúna), Campeva (Omagua), Culino und Maxurúna (Mayorúna). Treffpunkte mit diesen Völkerschaften waren vor allem Tabatinga und São Paulo de Olivença, wo er auf der Rückreise acht Tage lang das Eintreffen der Boote abwarten mußte, die er bei der Bergfahrt zum Einsammeln ethnographischer ,,Merkwürdigkeiten" von den benachbarten Indianerstämmen ausgesandt hatte, eine Praxis, die Martius auf seiner Yapurá-Fahrt ebenfalls befolgte. Die wichtigste Erwerbung, die Spix in Tabatinga machte, war eine Anzahl von Masken der Tecúna aus Rohrgeflecht, mit Baumbast überzogen, bemalt und modelliert, die Tiere und monströse Geister des Waldes darstellen. Er berichtet auch über die Gelegenheit, bei der diese Masken getragen wurden; Martius hat die Notizen von Spix hierüber nach dessen Tode in Bd. III des Reisewerkes (1831, S. 1.188) veröffentlicht:

,,Als ich in Tabatinga ankam, sah ich mehrere Nachen nach dem Lande fahren, welche voll von nackten, mit Arm- und Kniebändern, Epauletts und Stirnbinden von Federn gezierten, und um die Lenden mit einem zierlichen Gürtel von Bast bekleideten Indianern waren. Kaum an das Land gestiegen, vernahm ich eine fürchterliche Musik, und war Zeuge des Festes, zu welchem jene Indianer aus den Wäldern herbeikamen. Die Feierlichkeit bestand darin, daß man einem zwei Monate alten Kinde, unter Tanz und Musik, die Kopfhaare ausriß. Die Indianer hatten ihre Nachbarn hierzu durch den Stoß in ein Horn von dickem Rohre eingeladen, und feierten die grausame Ceremonie unter bacchantischem Tanze, indem sie sich durch das gegohrne Getränk von der süßen Wurzel der Aipim (Macajera) immer mehr erhitzten. Sie hielten einen förmlichen Aufzug. Derjenige, welcher als Teufel (Juruparí) in eine große Affenmaske verkleidet war, eröffnete den Zug; der Saum seines, von Bast gemachten, Kleides ward von zwei kleinen Indianerinnen getragen. Hierauf folgten die anderen Masken, deren eine ein Reh, andere einen Fisch, einen alten Baumstrunk usw. vorstellte. Den Beschluß machte ein altes, häßliches, ganz schwarz bemaltes Weib, welches auf einer getrockneten Schildkrötenschale einen gleichförmigen Takt schlug. In diesem Aufzuge tanzten und sprangen sie wie Böcke umher, so daß man Gespenster oder Wahnsinnige zu sehen glaubte."

Spix erwarb etwa ein Dutzend dieser Masken, die zusammen mit einem halben Dutzend sehr ähnlicher Masken, die Martius von Juri-Taboca am Rio Yapurá beibrachte, zu Hause von einem Zeichner zum „Festlichen Zug der Tecunas" im Atlas des Reisewerkes vereint wurden. Dies geschah nicht zu Unrecht, denn nur knapp 40 Jahre später beobachtete der englische Naturforscher Henry W. Bates 1857/58 in São Paulo de Olivença einen Maskenzug der Tecúna, bei dem wie aus einer Abbildung seines Buches hervorgeht, die gleichen Masken, die in der Sammlung Spix und Martius des Staatlichen Museums für Völkerkunde in München als von den Juri-Taboca herrührend bezeichnet werden wie Tapir, Jaguar etc. auftraten. Bates bezeichnet den Maskentanz fälschlicherweise als Hochzeitsritual; es handelt sich jedoch um eine Szene aus der Mädcheninitiation bei den Tecúna, wie wir heute wissen. Höhepunkt dieses Rituals war der gleiche wie bei dem von Spix beobachteten Festzug der Tecúna in Tabatinga: das Ausreißen der Kopfhaare, hier des Mädchens, dort des Kleinkindes. – Das zeitweilige Entfernen des Haares als Sitz der Lebenskraft bedeutet wohl in beiden Fällen ein symbolisches Sterben des Betreffenden an gewissen Stationen seines Lebensweges. Das Auftreten von gefährlichen Tieren und Waldgespenstern in Maskengestalt veranschaulicht dramatisch die Gefährdung der Initiandin bzw. des Kleinkindes durch die Mächte der Umwelt, wie aus der Mythologie der Tecúna hervorgeht, die weder Spix noch Bates gekannt haben. Dies lag damals aber auch außer dem Bereich ihrer Möglichkeiten. Es ist das bleibende Verdienst von Spix, diese ältesten und kunstvollsten Masken der Tecúna für die Nachwelt gerettet zu haben.

Eine andere einmalige Rarität, die sich wie die Masken noch heute im Besitz des Münchener Völkerkundemuseums befindet, hat Spix von den Omagua (Campeva = Flachköpfe) aus São Paulo de Olivença mitgebracht: eine Kinderwiege in Form eines Bootes, aus einem Stück Holz ausgehöhlt, mit Vorrichtung zum Abplatten der Stirn des Neugeborenen. In ihr wurde nach dem Bericht von Spix der Säugling unter einem Brettchen ausgestreckt, das nach oben zurückgeschlagen werden kann, festgeschnürt. Der Kopf bekam ein weiches Kissen zur Unterlage, und zwei viereckige Baumwoll-Lappen, auf die flache Strohhalmstücke aufgenäht waren, bewirkten den Druck auf Hinterhaupt und Stirn. Wenn das Kind schlief, wurde das Brettchen, das mit zwei seitlichen Fortsätzen in Auskehlungen des Bootsrandes ruht, zur Verstärkung des Druckes nach oben geschlagen, ebenso, wenn der Kahn gereinigt werden mußte. Die Mutter reichte die Brust, während der Säugling festgebunden blieb.

Es dürfte für den Naturforscher Spix reizvoll gewesen sein, diesem Gerät als Zeugnis eines kulturbedingten Eingriffs in die körperlichen Gegebenheiten des Menschen zu begegnen.

Literatur

Bates, Henry W. 1966: Der Naturforscher am Amazonasstrom. – Leipzig

Martius, C. F. Ph. von 1867: Beiträge zur Ethnographie und Sprachenkunde Amerikas. – Bd. I. Leipzig

Spix, J. B. von & Martius, C. F. Ph. von 1831: Reise in Brasilien Bd. III, und Tafelband. – München

Zerries, O. 1961: Die Tanzmasken der Tukuna und Juri-Taboca-Indianer der Sammlung Spix und Martius. – Paideuma Bd. VII, Heft 7. Wiesbaden

Zerries, O. 1981: Unter Indianern Brasiliens, Sammlung Spix und Martius 1817–1820. – Sammlungen aus dem Staatlichen Museum für Völkerkunde München, Bd. I. Innsbruck–Frankfurt

Anschrift des Autors:
Prof. Dr. O. Zerries,
Staatliches Museum für Völkerkunde,
Maximilianstr. 42, D-8000 München 22

SPIXIANA	Supplement 9	35–42	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Die Brasilienexpedition von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in den Jahren 1817 bis 1820

Ein Abriß

Von **Ludwig Tiefenbacher**

Zoologische Staatssammlung München

Im Frühjahr 1815 erteilte König Maximilian I. Joseph der Königlich-Bayerischen Akademie der Wissenschaften den ,,Befehl", ,,über eine ins Innere von Südamerika zu machende Reise Bericht zu erstatten". Seinerzeit waren bereits der Zoologe Dr. Johann Baptist Spix, Konservator der Zoologisch-Zootomischen Sammlung bei der Akademie, und der Botaniker Dr. Carl Friedrich Philipp Martius für eine solche Reise ausgewählt worden." Es lag damals im Plane, von Buenos-Ayres aus zu Lande nach Chili, von dort nordwärts über Quito zu reisen und über Carracas oder Mexico nach Europa zurückzukehren" (Spix & Martius, 1823). Politische und wirtschaftliche Umstände, von Spix und Martius zurückhaltend als ,,eingetretene Hindernisse" bezeichnet, ,,bestimmten jedoch die Königliche Regierung, jene Expedition einstweilen zu verschieben".

Inzwischen wurde aber der umfangreiche Aufgabenkatalog für eine solche Reise durch die Akademie erarbeitet. So wurde Spix verpflichtet ,,das gesamte Thierreich zum Gegenstande seiner Beobachtungen und Beschäftigungen zu machen. In dieser Beziehung hatte er ,,Alles, was den Menschen, den Ureinwohner sowohl als den Eingewanderten, seine klimatischen Verschiedenheiten, seinen körperlichen und geistigen Zustand usw. betrifft; den äußern und innern Bau der daselbst lebenden Thiere aller Klassen, von den höchsten bis zu den niedrigsten; Ihre Gewohnheiten und Instincte, ihre geographische Verbreitung und Wanderung, sowie endlich die unterirdischen Reste von Thieren, diese sichersten Documente der Vergangenheit und der allmählichen Entwicklung der Schöpfung, zu beachten" (l. c.). Martius ,,als Botaniker, übernahm die Bestimmung, die tropische Pflanzenwelt in ihrer ganzen Ausdehnung zu erforschen. Neben dem Studium der dort vorzugsweise einheimischen Familien lag ihm die Untersuchung derjenigen Formen besonders ob, welche durch ihre Verwandtschaft oder Identität mit denen anderer Länder Schlüsse über das ursprüngliche Vaterland und die allmählige Verbreitung derselben auf der Erde gestatten" (l. c.). Dazu gehörten Untersuchungen des Klimas und der Böden, des dort gebräuchlichen Ackerbaus, der Anatomie der Pflanzen und letztlich ,,der brasilianischen Arzneykörper aus dem Pflanzenreiche" (l. c.) und deren Zubereitung und Anwendung. Zu diesen speziellen Aufgaben der beiden Forscher sollten auch Beobachtungen und Untersuchungen auf den übrigen Gebieten der Naturwissenschaften erfolgen, so im Bereich der Mineralogie, der Geologie und Lagerstättenkunde, hier besonders Gold und Edelsteine betreffend, der Paläontologie, ferner der Geophysik, der Ozeanographie, der Meteorologie sowie der Geographie, und hier sollten vor allem topographische Aufzeichnungen gemacht werden. – Ja, ,,die historische und philosophisch-philologische Klasse der Akademie" stellte beiden Forschern darüber hinaus noch die Aufgaben, die verschiedenen Sprachen, die mythischen und historischen Überlieferungen, die Schriften, Münzen ,,und überhaupt Alles, was über den Culturzustand und die Geschichte der Ureinwohner sowohl, als der sonstigen Bewohner Brasiliens, Licht verbreiten könnte" (l. c.), zu beachten. Dabei ist nicht zu vergessen, daß auf allen Gebieten Sammlungen anzulegen waren. – Ein wirklich gerüttelt' Maß an Aufgaben!

Im Herbst 1816 ergab sich nun eine günstige Gelegenheit den Gedanken einer Forschungsreise nach Brasilien wieder aufzunehmen. Die Vermählung Ihrer K. K. Hoheit Karolina Josepha Leopoldina Erzherzogin von Österreich mit Seiner K. Hoheit Don Pedro d'Alcantara, Kronprinz von Portugal, Algarbien und Brasilien war der Anlaß. – „Eben als dieses Band ... geknüpft wurde, war Seine Majestät der König von Baiern in allerhöchst eigener Person zu Wien gegenwärtig, und beschloss nach Uebereinkunft mit dem K. K. Hofe, welcher gesonnen war, Gelehrte im Gefolge der erlauchten Braut nach Brasilien abgehen zu lassen, einige Mitglieder seiner Akademie zu gleichem Zwecke der österreichischen Expedition beizuordnen" (l. c.).

Am 28. Januar 1817 erhielten in der Folge die beiden den „Reisebefehl" und verließen nach eiligsten Vorbereitungen bereits am 6. Februar München in Richtung Salzburg.

Am 10. Februar treffen Spix und Martius in Wien ein. Die Zeit ist mit gesellschaftlichen Verpflichtungen und den Vorbereitungen zur weiteren Reise mehr als angefüllt. Am 4. März verlassen sie Wien und eilen über Graz, Laibach [Ljubljana]*, Idria, Adelsberg [Postojna], wo sie auch die berühmten Grotten besuchen, nach Triest. Eine Verzögerung bei der übrigen Reisegesellschaft erlaubt ihnen von hier noch einen kurzen Besuch Venedigs und Paduas. – Die beiden Fregatten „Augusta" und „Austria" liegen bereits im Hafen. „Am 10. April, Morgens 2 Uhr wurden die Anker gelichtet" (l. c.). Kaum nach dem Auslaufen bricht ein schwerer Sturm los und nur mit Mühe erreicht die „Austria", auf der Spix und Martius eingeschifft worden waren, mit zerfetzten Segeln und gebrochenem Bugspriet den Hafen von Pola [Pula]. (Die „Augusta" erreicht schwer beschädigt Chioggia und kann erst Monate später die Reise fortsetzen.) Die Zwangspause nützen Spix und Martius zu Wanderungen in der Nähe von Pula und sie machen dabei erste Aufzeichnungen.

Am 21. April kann die Fregatte den Hafen wieder verlassen, folgt erst der Kette der Dalmatinischen Inseln, steuert von der Insel Lissa [Vis] direkt nach Süden zum italienischen Vorgebirge Monte Gargano und segelt von hier der Küste entlang zum Capo della S. Maria, der Spitze Apuliens. Man quert den Golf von Tarent. In der Nacht vom 25. zum 26. April umfährt die Fregatte das Capo Spartivento und kreuzt gegen Sizilien. Der Ätna und Syrakus werden passiert und vom Capo Passaro, nahe der Südspitze Siziliens, liegt der Kurs auf Malta an. – Schon 40 Meilen westlich von Malta zwingt ein aufkommender Sturm zur Zuflucht im Hafen von La Valetta. – Hier lag man wieder zwei Tage fest. – In der Nacht des 30. April kann man wieder ablegen, passiert zwei Tage später die kleinen, Sardinien im Südwesten vorgelagerten Inseln, fährt weiter vorbei am Golf von Lion, segelt längs der Balearen und Pityusen und steht am 6. Mai bereits vor Capo Palos. Am 12. Mai, nach einer Flaute, kommt man endlich an die Säulen des Herkules und wirft vor Gibraltar Anker.

Hier lag man durch widrige Winde gezwungen fast einen Monat fest. Erst am 3. Juni konnte die „Austria" nach Westen auslaufen. Vorbei am Cap Espartel, westlich von Tanger gelangt man auf den freien Atlantik und macht am 6. Juni in Madeira zum letzten Mal in der Alten Welt fest. Am 8. Juni werden die Anker gelichtet zur längsten Etappe der Seereise. – Die Insel Palma kommt in Sicht und am 14. Juni wird bereits die Insel Boavista, die östlichste der Kapverden passiert. Am 29. Juni quert die „Austria" den Äquator, erreicht am 14. Juli das Cabo Frio und legt am 15. Juli endlich im Hafen von Rio de Janeiro an.

Mit großer Begeisterung nehmen Spix und Martius hier sofort ihre Arbeit auf. In ihrem ersten Brief aus Rio kündigen sie bereits an, daß sie mit der Fregatte „Austria" auf deren Rückreise eine Kiste mit lebenden Pflanzen, eine weitere mit Tieren in Weingeist, sowie Mineralien und getrocknete Pflanzen absenden wollen. – Die nächsten Wochen sind mit Exkursionen in die weitere Umgebung von Rio ausgefüllt. – Bis die „Augusta" am 1. November einlief, war eine weitere „Kiste voll der seltensten Vögel z. B. Toucane, Papageyen, Colibri, Drosseln u.s.f., 5 Schlangen, sehr große Frösche, eine $1^1/_2$ Ellen lange Eidechse, ungefähr 7 Schachteln voll der herrlichsten Schmetterlinge, Käfer u.s.w. für deren Rückfahrt vorbereitet" (l. c.).

---

* Alle auch im weiteren Text in [ ] angegebenen Namen entsprechen der Schreibweise in: BARTHOLOMEW, J. (ed.): The Times, Atlas of the Word, Vol. IV (1956) u. V. (1957), London.

Da die österreichischen Gelehrten, die mit der „Augusta" gekommen waren, sich über das Wie und Wohin nicht sofort einigen konnten, beschlossen Spix und Martius nach ihrer erfolgreichen Arbeit in der Umgebung von Rio nun die weitere Reise allein fortzusetzen. Ihren Wünschen entsprechend hatten sie Pässe und Empfehlungsschreiben für die Capitanien S. Paulo, Minas Geraes, Goyas und Bahia erhalten.

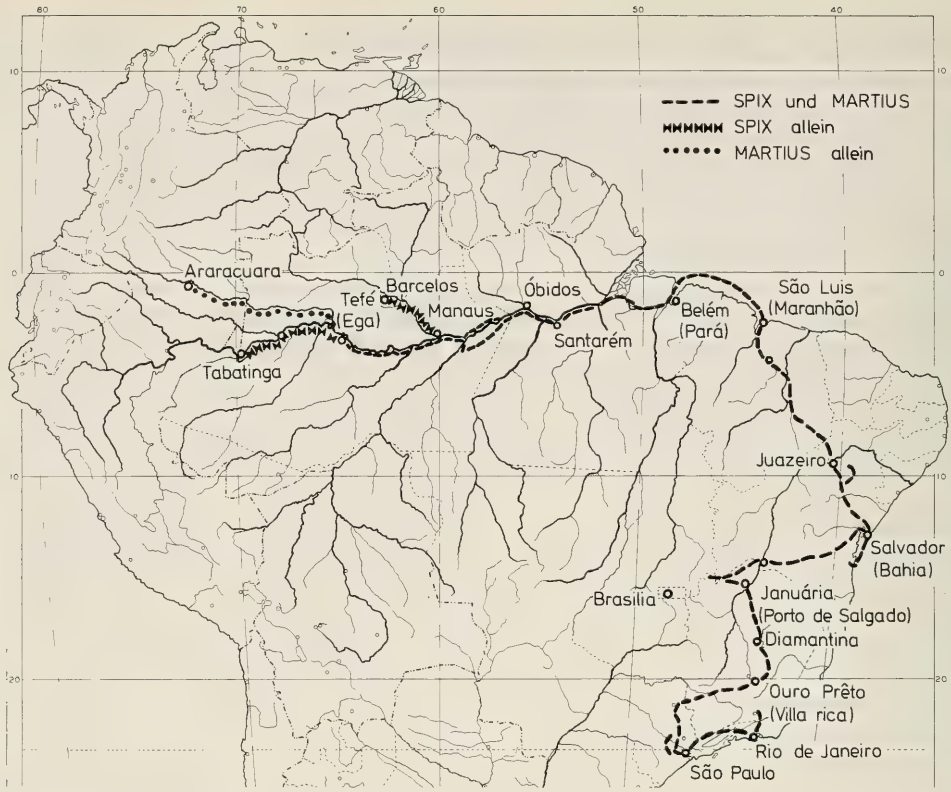
Von hier ab ist die Expedition mit Fug und Recht als eine bayerische zu bezeichnen.

Am 8. Dezember brechen Spix und Martius mit einem Maultierführer, einem Treiber und einem „neueingekauften Neger-Sklaven" sowie 6 Last- und zwei Reittieren auf. Die Reise führt in westlicher Richtung über den Gebirgszug der Serra do Mar. Die wichtigsten Etappen sind São João Marcos, Bananal, S. Anna das Areas [Areias]. Bei Areias erreichen sie den Paraiba [Rio Parahyba], auf dessen rechter Seite sich die Serra da Mantiqueira erhebt, und folgen ihm flußaufwärts über Lorena, Guarantinguetá, Pendamhongaba [Pindamonhangaba], Taubaté nach Jacarehy, wo sie den Fluß überqueren. Am 31. Dezember 1817 treffen sie in der Cidade de São Paulo [São Paulo] ein. In ihrem Reisebericht erhalten wir eine detaillierte Beschreibung von der Stadt und den dortigen Lebensverhältnissen. – Am 9. Januar brechen sie von hier erstmals ins Innere des Landes auf zu der Eisenhütte von São João de Ypanema [Ipanema] nahe Sorocaba, etwa 90 km westlich von São Paulo. Ipanema verdankt seine Entstehung dem dortigen reichen Vorkommen von Magneteisenstein. – Am 10. Januar setzen sie ihre Reise nach Porto Feliz fort, überschreiten auf einer Holzbrücke bei Ytú [Itú] den Tieté, ziehen westlich weiter nach Jundiahy [Jundiai] und gelangen so nördlich von São João de Atibaya [Atabaia] an die Grenze zwischen den Capitanien São Paulo und Minas Geraes. – In nordöstlicher Richtung führt der Weg weiter nach Villa da Campanha, das sie am 14. Februar erreichen. Nach kurzem Aufenthalte queren sie den Rio Verde, den Rio Igahy [Angahy] und den tiefeingeschnittenen Rio Grande und ziehen durch São João d'El Rey [S. João del Rei]. – Von hier nach Westen gewandt eilen sie nach São José am Fuße des Südendes der Serra do Espinhaço und von hier dem nächsten Ziel, Villa Rica [Ouro Prêto] am Fuße des über 1700 m hohen Itacolumi, zu.

Villa Rica ist die Hauptstadt der Provinz Minas Geraes, Residenz des Generalgouverneurs und Zentrum der Goldgewinnung in Minas Geraes. Am 28. Februar angekommen berichten Spix und Martius von hier u. a. in ihrem 5. Bericht an den König Maximilian I. Joseph über die hier gebräuchliche, primitive Art der Goldgewinnung. „Man gräbt Löcher, macht Furchen, wie jene unserer Felder, läßt durch Regen oder durch das dahin geleitete Bachwasser das Gold ausschwemmen, sammelt den Goldstaub aus den Gruben, und nimmt durch Auswaschen die letzte Reinigung vor." – Daß Villa Rica damals ein wirkliches Zentrum war, geht aus dem Reisebericht hervor: „Von allen Städten im Innern Brasiliens hat keine einen so lebhaften Handel wie Villa Rica. Es gehen von hier Straßen über S. João d' El Rey nach S. Paul, über Minas Novas nach Bahia [Salvador], über S. Romão, Tejuco [Daimantina], Malhada nach Paracatú, Goyas und Mato-Grosso; Keine aber ist mit hin- und herziehenden Trupps so sehr besetzt, als die, welche nach der siebenzig Meilen entfernten Residenzstadt Rio de Janeiro führt. Beinahe in jeder Woche, oder in jedem Monat des Jahres gehen große Züge mit Producten des Landes: Baumwolle, Thierhäuten, Marmelade, Käse, Edelsteinen, Goldstangen u.s.w. beladen nach der Hauptstadt, und kehren mit Salz, Wein, Kattun, Tüchern, Schinken, Spiegeln, Eisenwaren, mit neuen Negersklaven zum Betrieb der Goldwäschereien u.s.w. wieder zurück" (l. c.).

Am 31. März machen die beiden Gelehrten von Villa Rica aus eine Exkursion. Nach Osten erreichen sie die Cidade de Mariana und gehen weiter nach Südosten, wo sie in das Gebiet der Coroado-, Coropo- und Puri-Indianer nahe dem Rio Xipotó [Rio Chopotó] bzw. des Rio Pomba gelangen und hier erste Kontakte mit den Ureinwohnern haben. – Dieser am 21. April beendeten Exkursion folgten noch zwei kleinere in die Umgebung von Villa Rica. – Das inzwischen reich angewachsene Sammlungsmaterial wurde vor der Weiterreise von hier über Rio nach Bayern geschickt.

In den ersten Tagen des Mai verlassen Spix und Martius die Stadt wieder und reisen in 14 Tagen über Sabará, Caeté und weiter durch große Wälder über São Conceiçao nach Tejuco [Diamantina] am oberen Jequitinhonha.



Karte von Brasilien mit dem eingezeichneten Reiseweg von Johann Baptist von Spix und Carl Friedrich Philipp von Martius anläßlich ihrer Expedition in den Jahren 1817–1820.

Tejuco ist der Hauptort des Diamantendistriktes, der strengstens vom Umland isoliert nur mit gesonderter Genehmigung betreten werden durfte. – Die beiden Forscher erhielten jedoch die Erlaubnis und konnten sogar den Ertrag des laufenden Jahres sowie mehrere Diamantwäschereien, in denen Negersklaven arbeiteten, in Augenschein nehmen. – Von hier aus bestiegen sie auch den Itambé (über 2000 m hoch).

Am 10. Juni brechen die beiden Gelehrten von Tejuco auf in das Gebiet von Minas Novas. Aus Bahia [Salvador] schreibt Spix an den Direktor von Schrank in München von dieser Reise: „Von diesem letzten Orte aus wendeten wir uns gegen die Meeresküste, und forschten gegen Piauhy die Formation der Chrysolithen, Aguas marinhas, Granaten, blauen und weißen Topase, Pinguas d'agoas etc. Hierauf wendeten wir uns nach St. Domingo..., passierten den goldreichen Arassauhy [Araçuai], den diamantreichen Jequetinonha und kamen ... in die Nähe des Rio S. Francisco ...". – In den Salpeterhöhlen von Formigas finden sie auf diesem Wege Reste fossiler Wirbeltiere. – Vor einer der Höhlen erlegen sie mehrere Fledermäuse.

Am 16. August 1818 erreichen sie Porto de Salgado [Januaria] am Rio S. Francisco, wo sie über 14 Tage verweilen. Von diesem Fluß berichten sie in einem Brief, daß er „einer der schönsten und fruchtbarsten ... wäre, wenn nicht Typhus und Fieber, hunderte von Krokodilen in den Lagoas und die Piranhas ihn zu einem fürchterlichen Fluß machten." – Von Porto de Salgado ziehen sie nach Westen weiter bis zum Vão de Paranan im Quellgebiet des Rio Carinheinha, einem linken Nebenfluß des Rio São Francisco an der Grenze zur Capitanie Goyas und kommen dort an die Wasserscheide zwi-

schen den Flußsystemen des Rio São Francisco und des Rio Tocantins, der zum Amazonas hin entwässert. Von hier kehren sie wieder nach Osten um und gelangen in Malhada an der Grenze zur Capitanie Bahia wieder an den Rio S. Francisco. Weiter geht der Weg über Cayatelé [Caetilté], Contas, Maracâs an den Rio Peruaguaçú [Rio Paraguaçú], nach São Feliz und von hier im Boot nach Bahia [Salvador]. – ,,Nie hatten wir so viel auszustehen gehabt, als auf dieser Tour von 200 Legoas. Da es vorigen Jahres hier nicht geregnet hatte, so war die Hungers Noth sehr groß, der Mangel an Wasser so sehr, daß alles verbrannt und selbst nicht ein Grashalm oder grünes Blatt zu sehen und wir zufrieden waren, alle 8–10 Legoas eine Cisterne trüben Wassers zu finden." schreiben Spix und Martius von dieser Reise.

Vom 10. November bis zum 11. Dezember bleiben sie in Bahia und durchforschen die nächste Umgebung. – Eine Gelegenheit wahrnehmend schiffen sie sich auf einem Schoner ein und besuchen der Küste nach Süden folgend die Villa de São Jorge dos Ilheos [Ilhéus]. Am 6. Januar 1819 nach mehreren Exkursionen in die nähere Umgebung, verlassen sie zu Fuß Ilhéus, begeben sich längs der Küste nach Camamú und fahren von dort in einem Boot in drei Tagen wieder nach Bahia.

Hier bereiten sie sogleich den zweiten großen Abschnitt ihrer Expedition vor und queren am 18. Februar 1819 die Bucht nach Cachoeira. Dort rüsten sie sich weiter aus und ziehen am 27. Februar in nordwestlicher Richtung in den Sertão. Der Weg führt unter größten Entbehrungen und entsetzlichem Wassermangel durch oft menschenleere Gebiete über Feira de Santana, Conceiçao de Coité, San Antonia das Queimados [Queimadas] am Rio Itapicurú nach Villa Nova da Rainha. Von hier machen sie am 16. Mai einen Abstecher nach Südosten zum Monte Santo, in dessen Nähe sie den Bemdegô-Meteoriten aufsuchten. – Am 25. Mai wieder in Villa Nova da Rainha zurück brechen sie eilends nach Juazeiro auf, das sie in 4 Tagen erreichen. Hier bleiben sie für etwa drei Wochen.

Am 21. April setzen sie über den Rio São Francisco und betreten die Provinz von Pernambuco, überqueren die Serra dois Irmãos, gelangen so in die Provinz Piauhy und folgen bald dem Rio Camindé nach Oeiras, der Hauptstadt der Capitanie.

Von den Anstrengungen geschwächt gönnen sich Spix und Martius trotzdem hier nur eine kurze Rast und folgen dann weiter dem Rio Parnahyba [R. Parnaiba] in Richtung Cachias [Caxias] in der Provinz Maranhão.

Auf diesem Wege erkranken beide schwer. ,,In dauerndem Fieber und Phantasien liegend, mußten wir uns in Hangmatten von Negern nach Cachias tragen lassen," berichten sie uns in einem Brief. Am 3. Juni 1819 können sich die beiden Gelehrten endlich auf dem Rio Itapicurú nach der Provinzhauptstadt São Luiz einschiffen. Hier erholen sich die beiden Forscher schnell und erhalten ferner zu ihrer großen Freude die Erlaubnis die Provinz Grão Pará zu bereisen und die dazu nötigen Empfehlungsschreiben.

Die günstige Gelegenheit der am 20. Juli in See gehenden Brigg Promptidáo ergreifend segeln sie nach S. Maria de Belem [Belém], wo sie am 25. Juli ankommen.

Belém war der bedeutendste Handelsplatz in Nordostbrasilien und der gesamte Warenaustausch mit dem Amazonasgebiet sowie der Export nach Europa wurden hier getätigt. Die beiden Gelehrten bezogen ein Haus am Rande der Stadt.

Nach einigen Exkursionen in die Umgebung bereiten Spix und Martius die Befahrung des Amazonas vor, den bedeutenden dritten Teil ihrer Expedition. Neben zahlreichen Lebensmitteln nehmen sie Arzneimittel, Munition und Fischernetze sowie eine Menge an Tauschobjekten für die Indianer mit. Am 21. August 1819, nachdem sie noch einen ausführlichen Bericht an König Maximilian I. Joseph abgesandt haben, in dem sie ihre Rückkehr nach Belém in vier Monaten ankündigen, brechen sie mit acht Indianern als Ruderern und einer militärischen Eskorte in einer Canoa auf.

Von Belém den Rio Mojú aufwärts und über den Igarapé-mirim ins Mündungsgebiet des Rio Tocantins und entlang dem Südufer der Insel Marajo geht die Reise nach Breves. Hier müssen sie ihren schwer erkrankten indianischen Führer zurücklassen. Am 10. September legen sie in Porto de Móz am Rio Xingu an. Nach Stürmen, Wolkenbrüchen und der Plage von Myriaden von Moskitos, Gefährdungen durch Sandbänke, Untiefen und treibende Baumstämme gelangen sie am 18. September nach Villa de Santarem [Santarém] an der Mündung des Tapajós. Hier verweilen sie zu kurzer Rast.

Am 23. nehmen sie die Fahrt wieder auf, durchfahren die Enge von Obidos und erreichen am 1. Oktober die Grenze zwischen den Provinzen Pará und Rio Negro bei Parentim [Parintins]. In Villa nova da Rainha [Barreirinha] nahe der Mündung des Rio Mauhés müssen sie für einige Tage in Quarantäne verbleiben. Am 5. Oktober geht die Reise endlich weiter. Sie passieren am 15. Oktober die Mündung des Rio Madeira und kommen am 22. mittags an das erste Ziel, die Fortaleza da Barra do Rio Negro, das heutige Manaus.

Spix und Martius rühmen die Lage Manaus' ,,auf einer gesunden, anmuthigen Höhe, den ganzen Rio Negro beherrschend, in der Nähe des Amazonas, und nicht weit von der Mündung des Madeira in diesen..." (Spix & Martius 1831). Sie bleiben einige Tage hier und machen Exkursionen in die Umgebung, u. a. nach Manacarú [Manacapuru] am Solimões, wo sie zwei Exemplare des Mohrenkaimans *(Melanosuchus niger* Spix), deren Skelette sie nach München brachten, erlegen.

Neu verproviantiert dringen sie schließlich den Solimões weiter aufwärts vor. Bei der Insel Ajaratuba, nahe der Mündung des Rio Purús, beobachten sie erstmals wie die südamerikanische Flußschildkröte *(Podocnemis expansa* Schweigger) ihr Gelege im Sand des Flußufers vergräbt und die Indianer diese wegen ihres Fettreichtums wieder ausgraben und verarbeiten. – Am 16. November fahren sie in den Lago de Coari ein und rasten kurz bei Avellos [Coari]. – Am 25. November wird die Mündung des Rio Tefé und am nächsten Tage Villa de Ega [Tefé] erreicht. Für etwa drei Wochen bleiben die beiden Gelehrten in der Umgebung der Ansiedlung, sammeln Tiere und Pflanzen und haben mehrfach Kontakte mit Indianern. ,,Der Aufenthalt in Ega und Nogueira [ein benachbarter Ort] überzeugte uns täglich lebhafter, daß hier gleichsam im Mittelpuncte Brasiliens, eine Menge für Ethnographie und Naturgeschichte wichtiger Tatsachen zu sammeln seyen, und somit ward der Wunsch rege, diese seltene Gelegenheit durch Vertheilung nach zwei Richtungen hin zweckmäßiger zu nützen" (l. c.). Nach Martius war aber die Trennung nicht minder begründet ,,in der Abnahme unserer Gesundheit, die wir vorzüglich durch schnellen Wechsel des Aufenthaltes noch einigermaßen aufrecht zu erhalten hofften. Besonders war mein Gefährte [Spix] seit längerem schon von intermittierenden Fieberanfällen heimgesucht worden." – ,,.... Dr. Spix nahm sich die Beschiffung des oberen Solimões bis an die Grenze von Brasilien zum Gegenstand, während ich mich entschied den Yupurá [Rio Japurá], dessen Mündung vor uns lag aufwärts zu beschiffen..." – ,,Ehe wir uns trennten, legten wir ein schriftliches Testament gegenseitig in unsere Hände" (l. c.).

Spix verließ am 7. 12. 1819 Tefé und traf am 9. 1. 1820 in Tabatinga an der Grenze zu Peru ein. Neben seltenen Tieren bringt er von dort auch einige interessante Gerätschaften der Indianer mit. Am 3. 2. 1820 kehrt er bereits wieder nach Manaus zurück, wie mit Martius vereinbart. Da Martius, der erst am 12. 12. Tefé verlassen hatte, noch irgendwo am Japurá weilte und sich eine entsprechende Gelegenheit bot, nützte Spix die Zeit und befuhr vom 11. 2.–28. 2. 1820 den Rio Negro bis Barcelos, etwa 120 km oberhalb der Einmündung des Rio Branco. Spix beschreibt von hier eindrücklich die gegenüber dem Amazonas-Solimões unterschiedliche Pflanzenwelt und weist besonders daraufhin, wie arm an Fischen das Schwarzwasser, das den Rio Negro herabkommt, ist.

Martius fuhr mit seinen indianischen Begleitern von Alvaraes am Solimões in den Japurá ein, passierte am 17. 12. die Mündung des Tijuaca, eines Kanals, der den Lago Amaña mit dem Japurá verbindet und legte am 23. 12. bei der Siedlung S. Antonia de Maripi an. Am 29. 1. 1820 findet seine Reise an den Wasserfällen von Araracuara an der damaligen Grenze Kolumbiens ihr unüberwindliches Ende.

Auf der Rückreise macht Martius in ,,Porto dos Miranhas" [Miraña?], einer Ansiedlung der Miranha-Indianer, wegen eigener Schwäche und Erkrankungen seiner ganzen Mannschaft für mehrere Tage halt. Von diesem Aufenthalt berichtet er u. a.: ,,Eines Tages ertönten die Holzpauken von der südlichen Seite des Stromes herüber ... Es war der Häuptling, der mit seinem Kriegerhaufen und den erbeuteten Gefangenen zurückkehrte. ... ein Schauspiel so gräulicher Erniedrigung und Entmenschung ... hatten meine Augen vorher nicht gesehen" (l. c.). Sie ,,stießen die Gefangenen, besonders die Weiber und Kinder, unmenschlich vor sich her. Die wankten unter der Last ... der Beute, welche ihnen die Sieger in großen Bündeln an einem Gurt um die Stirne übergehängt hatten, und schritten ohne ein Zeichen von Trauer, aber in dumpfer Versunkenheit, umher" (l. c.). Der Häuptling hoffte nun, Gefan-

gene an Martius zu verkaufen. „... er konnte daher kaum fassen, als ich ihm für den Federschmuck, die Waffen... eben so viele Beile und Messer gab, als er für die Gefangenen erwartet hatte. Er fügte nun seinem Geschenke noch fünf junge Indianer bei. Von diesen unglücklichen Geschöpfen ... ist das älteste, ein Mädchen von uns nach München gebracht worden" (l. c.). Am 12. Februar 1820 verließ Martius „Porto dos Miranhas" wieder und eilte stromabwärts nach Tefé und weiter auf dem Solimões nach Manaus. Während einer Übernachtung auf dem halben Weg laufen ihm alle Ruderer vom Japurá und Tefé weg. „Dies war das letzte Abentheuer meiner beschwerlichen Reise." Sein letzter Aufenthalt vor Manaus ist Manacapurú. „Hier stieß ein junger Juri ... zu der Mannschaft, welcher uns nach München begleitete." ist die einzige Mitteilung über einen jungen Indianer von dort. „Am 11. März traf ich in der Barra do Rio Negro ein", berichtet Martius weiter, „wo ich das Glück genoß, meinen Freund wieder zu umarmen" (l. c.).

Inzwischen waren die beiden Gelehrten schon längst überfällig. Sie hätten ja nach ihrem letzten Bericht noch im Dezember des vergangenen Jahres wieder in Belém eintreffen sollen. Da keine Nachricht von ihnen in München eingegangen war, ging am 29. März 1820 ein entsprechendes Schreiben vom „Staatsministerium des Königlichen Hauses und des Aeußern" an den Baron von Steinlein, den K. Bayerischen Gesandten in Wien, mit dem Auftrag, über „die k. österreichische Gesandtschaft in Rio-Janeiro über den Erfolg der ins Innere des Landes ... unternommenen Reise Erkundigung einziehen zu wollen, und im Falle ihnen irgend ein Unfall zugestoßen seyn sollte, das von ihnen Gesamelte und ihnen Angehörige durch die Gesandtschaft gefällig in Empfang nehmen zu lassen".

Die Rückreise von Manaus wird in Eile vorbereitet. Es gilt die zoologischen, botanischen und nicht zuletzt die großen ethnographischen Sammlungen sicher zu verpacken..." Am meisten Schwierigkeiten fand der Transport einer bedeutenden Menagerie, besonders von Affen, Papageyen und Hoccos – wir brachten davon einige achtzig Tiere nach Pará ... und mehrere hundert der merkwürdigsten Pflanzen, welche in Körben von Schlingpflanzen rings um die Canoa befestigt wurden, ..." (l. c.). – Die beiden Gelehrten sind inzwischen gesundheitlich sehr angegriffen. Die Arbeit wird ihnen fast zur Qual. Nur hohe Dosen von Chinarinde bringen Erleichterung vom häufigen Erbrechen und den Fieberanfällen.

Endlich verlassen sie Manaus, fahren in die Mündung des Rio Madeira ein bis Canuma, umfahren so die Insel Topinambarana [Ilha Tupinambaranas] über den Rio Irariá, kommen nach Mauhés [Maués], treffen hier mit den Indianern der Stämme Munudrua und Maues zusammen und gelangen schließlich wieder nach Nova da Rainha.

Am 16. April treffen sie wieder in Belém ein, etwa vier Monate später als ursprünglich geplant. Hier gönnen sie sich erst etwas Erholung, dann aber wird mit Eifer die Heimreise nach Europa betrieben. – „Die Sammlungen, welche wir von dieser weiten Expedition zurückbrachten, dehnten sich, für die Verladung vorbereitet, zu einer uns selbst überraschenden Masse aus, und waren der Gegenstand der Bewunderung der Städter..." (l. c.).

Am 14. Juni 1820 legt die „Nova Amazonia" mit den beiden Gelehrten, vier jungen Indianern und den Sammlungen sowie einer großen Anzahl von lebenden Tieren an Bord ab. Nach 68 Tagen strapaziöser Überfahrt landen sie in Lissabon. Zwei der Indianer sterben bereits auf dieser Reise. – Auf dem Landwege über Madrid, Tarragona, Barcelona, Perpignan, Lyon und Straßburg erreichen sie am 10. Dezember wieder München.

Nach fast vier Jahren kehren die beiden Gelehrten mit einer reichen Ausbeute, aber von den außerordentlichen körperlichen Anstrengungen gezeichnet und vom Fieber und anderen tropischen Krankheiten geschwächt zurück. – Johann Baptist von Spix war nur noch ein kurzes Leben vergönnt, ehe er am 13. Mai 1826 verschied, zwar hoch geehrt, aber ohne vollenden zu können, was er so hoffnungsfroh begonnen hatte.

Danksagung

Für die Möglichkeit der Einsichtnahme in Archivmaterial sei hier dem Bayerischen Hauptstaatsarchiv und der Bayerischen Staatsbibliothek, beide München, gedankt. Nicht minder danke ich Frau R. Kühbandner für die Anfertigung der Karte.

Literatur

BARTHOLOMEW, J. (ed.) 1956, 1957: The Times, Atlas of the World. – Vol. IV, V, London.
SPIX, J. B. & C. F. PH. MARTIUS 1823: Reise in Brasilien, I. Teil
SPIX, J. B. & C. F. PH. MARTIUS 1828: Reise in Brasilien, II. Teil
SPIX, J. B. & C. F. PH. MARTIUS 1831: Reise in Brasilien, III. Teil

Anschrift des Autors:
Dr. Ludwig Tiefenbacher,
Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1b, 8000 München 19

Die Ritter-von-Spix-Medaille

Von **Gerhard Scherer**

Zoologische Staatssammlung München

Naturwissenschaftliche Privatsammlungen werden von Naturwissenschaftlern, aber auch von naturwissenschaftlich Interessierten zusammengetragen. Auch letztere erlangen dabei vielfach ein reiches Wissen und publizieren ihre Ergebnisse. Je mehr Material in einer solchen Sammlung steckt, das in der Literatur festgehalten ist, vor allem solches, das die Belegstücke neu erkannter Arten darstellt, sogenanntes typisches Material, desto interessanter und wertvoller ist eine Sammlung. Naturwissenschaftliche Sammlungen, die als besonders vollständig gelten, auch wenn es sich nur um eine Spezialgruppe handelt, sind besonders geschätzt. Unzählige Informationen für weitere Arbeit beinhalten diese Sammlungen. In sie wurde während deren Aufbaus eine Menge Geld investiert, sei es durch Kauf oder Reisen, von der Arbeitszeit eines ganzen Menschenlebens abgesehen. Diese Sammlungen sind von den Museen der ganzen Welt begehrt und erzielen ansehnliche Preise. Wie bei Kunstsammlern finden sich auch unter diesen Sammlern naturkundlicher Objekte Idealisten, die zu Lebzeiten bestimmen, wohin ihre Sammlung kommen soll und dabei auf eine Bezahlung verzichten. Macht der Mäzen eine Stiftung, die seinen Namen trägt, so setzt er sich dabei selbst ein Denkmal. Die zahlreichen Gönner der Zoologischen Staatssammlung im Laufe der mehr als 17 Jahrzehnte des Bestehens dieser Institution sind zum Teil, vor allem nach außen hin, nahezu vergessen worden. Dies trifft auch auf andere Museen zu. Es ist schwer das Werk jener Personen zu würdigen und die Erinnerung an sie wachzuhalten. So entschlossen sich die „Freunde der Zoologischen Staatssammlung" zum 200. Geburtstag des ersten Zoologen der Zoologischen Staatssammlung, solche Persönlichkeiten mit der dazu gestifteten Ritter-von-Spix-Medaille auszuzeichnen. Es ist ein kleiner Dank der „Freunde der Zoologischen Staatssammlung" für die selbstlose Übereignung einer Sammlung an den Freistaat Bayern, vertreten durch die Zoologische Staatssammlung München. Auch hervorragende Leistungen auf dem Gebiet der zoologischen Systematik können damit gewürdigt werden. In der Regel soll jährlich nur eine Medaille verliehen werden. Die Wahl der Zoologischen Staatssammlung für die Schenkung ehrt und schmeichelt zugleich diese Institution. Es sei an dieser Stelle erinnert, daß sich in den Mauern von München die größte zoologische Sammlung der Bundesrepublik verbirgt. Dies rühmt den Freistaat Bayern und seine Landeshauptstadt. Eine Sammlung kann nur durch Wachstum erhalten werden. Es ist nicht immer leicht die Mittel für einen Ankauf aufzubringen, um so mehr ist der selbstlose Einsatz dieser Stifter zu würdigen. Die Zoologische Staatssammlung ist stolz auf die Reihe der Träger dieser Auszeichnung und ihre Namen werden auch späteren Generationen unvergessen bleiben.

Wegen des feierlichen Anlasses des 200. Geburtstages von Johann Baptist Ritter von Spix in der Siemensstiftung am 20. November 1981 wurden drei Gönner der Zoologischen Staatssammlung geehrt:

Prof. Dr. Dr. Herman Kahmann für die Schenkung seiner Kleinsäugersammlung

Herr Heinrich Mühlhäusser für die Schenkung seiner Conchyliensammlung

Dr. Dr. h. c. Artur Roll für die Schenkung seiner Conchyliensammlung

---

Die Ritter-von-Spix-Medaille, entworfen von Erich Diller, Zoologische Staatssammlung München.
M. Müller, phot., Zoologische Staatssammlung München.

BENE MERENTI
ET DE
PUBLICO ZOOLOGIAE
THESAURO MONACENSI
ET DE
OMNI ZOOLOGIA RATIONE
QUADAM TRACTANDA

Teil II

Auf den Spuren von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in Brasilien

Beiträge zur naturkundlichen Forschung im tropischen Südamerika

Vorträge, die im Rahmen der Festveranstaltung am 20. und 21. November 1981, anläßlich des 200. Geburtstages von Ritter von Spix, gehalten worden sind.

SPIXIANA	Supplement 9	49–61	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Geologischer Bau und erdgeschichtliche Entwicklung des Brasilianischen Blockes

Von **Karl Beurlen**

Vorbemerkungen

Im zweiten Band des dreibändigen Werkes ,,Reise in Brasilien in den Jahren 1817–1820" schildern die Verfasser, der Zoologe J. B. v. Spix und der Botaniker C. F. P. v. Martius ihren Reiseweg von Villa Ricca, dem heutigen Ouro Preto, durch das Innere von Minas Gerais, durch Bahia, Pernambuco, Piaui und Maranhão bis zur Amazonas-Mündung, und lassen im dritten Band die Darstellung ihrer Fahrt im Amazonas-Gebiet folgen, während der erste Band in der Hauptsache den Vorbereitungen der Reise und der weiteren Umgebung von Rio de Janeiro und São Paulo gewidmet ist. Der Reiseweg vermittelt eine Durchquerung des gesamten Zentral- und Nord-Brasilien, d. h. also der größeren tropischen Hälfte Brasiliens, während der kleinere, in subtropische Breiten reichende südbrasilianische Teil des weiten Landes nicht besucht wurde.

Es war ein gewaltiger Raum, den die beiden Forscher in drei Jahren durchquert haben. Heute auf gut ausgebauten Autostraßen bequem zu durchreisen, war er zur Zeit von Spix und Martius noch praktisch unerschlossen und unbekannt und weithin fast nur von den eingeborenen Indianerstämmen dünn besiedelt. Die Erschließung und kolonisierende, europäische Besiedlung, wie auch der Verkehr beschränkte sich im wesentlichen auf einen wechselnd breiten Küstenstreifen des Kontinentes. Liest man den auch heute noch lesenswerten Bericht über diese Reise durch ein unwirtliches, unerschlossenes, tropisches Land, ist man immer wieder erstaunt über die Fülle und Vielseitigkeit wissenschaftlicher Beobachtungen, welche die beiden Forscher trotz aller physischer Schwierigkeiten einer solchen Reise machen konnten. Diese Beobachtungen beschränken sich nicht auf das Forschungsgebiet der beiden Reisenden, auf die Tier- und Pflanzenwelt, sondern sie geben in der gleichen Ausführlichkeit auch Hinweise auf die Anthropologie, sowie den geologischen Untergrund des durchreisten Gebietes.

Natürlich konnten die beiden Forscher keine Vorstellung über den geologischen Bau und die geologische Entwicklung Brasiliens liefern. Geologische Probleme standen dem Zoologen Spix und dem Botaniker Martius naturgemäß ferner als zoologische und botanische Probleme. Aber darüber hinaus stand ja die Geologie in den ersten Jahrzehnten des vergangenen Jahrhunderts auch in Europa noch in ihren allerersten Anfängen. Es war dies die Zeit des Streites um Neptunismus und Plutonismus, in dem die Geologie als moderne Naturwissenschaft um ihre methodische Grundlegung rang. Um so bemerkenswerter ist es, daß die in dem Reisewerk niedergelegten geologischen Beobachtungen auch vor der heutigen Kenntnis durchaus standhalten.

Die geologischen Beobachtungen von Spix und Martius blieben damals, und man darf hinzufügen, bis heute unbeachtet. Das Reisewerk von Spix und Martius war weitgehend vergessen und ist erst durch den 1966 von Mägdefrau besorgten Neudruck dieser Vergessenheit entrissen worden.

An der Wende vom 19. zum 20. Jahrhundert haben die amerikanischen Geologen Derby und nach ihm Branner auf Grund jahrzehntelanger Forschungen erstmals einen Überblick über den geologischen Bau Brasiliens erarbeitet. Ihre Vorläufer Spix und Martius waren ihnen unbekannt geblieben. Auch B. v. Freyberg, der ziemlich genau 100 Jahre nach Spix und Martius entscheidende Beiträge zur Geologie Zentral-Brasiliens erarbeitete, wußte nichts von seinen frühen Vorläufern.

Auch die Ansätze von DERBY und BRANNER, sowie von v. FREYBERG zu einer Erforschung des geologischen Baues von Brasilien blieben zunächst ohne eigentliche Nachfolge. Das Interesse blieb beschränkt auf die Erforschung der nutzbaren Lagerstätten. Erst in der jüngsten Vergangenheit, ungefähr seit dem Zweiten Weltkrieg, hat eine systematische, auf die geologischen Zusammenhänge und die geologische Entwicklung des gesamt-brasilianischen Raumes ausgerichtete geologische und paläontologische Erforschung Brasiliens eingesetzt. Sie hat in den wenigen, seither verflossenen Jahrzehnten gewaltige Fortschritte erbracht, aus denen wir die Grundzüge des geologischen Baues von Brasilien und seiner erdgeschichtlichen Entwicklung einigermaßen ableiten können.

Neben Geologen aus den USA kommt dabei deutschen Geologen und schließlich auch einer in diesen Jahrzehnten heranwachsenden Generation brasilianischer Geologen ein entscheidendes Verdienst zu. Wir können diese Entwicklung hier nicht im einzelnen verfolgen. Ich beschränke mich im folgenden auf eine gedrängte Darstellung des geologischen Baues von Brasilien und seiner erdgeschichtlichen Entwicklung, entsprechend dem derzeitigen Kenntnisstand.

Das präkambrische Grundgebirge

Brasilien, das Kernstück des südamerikanischen Kontinentes, ist ein präkambrischer Urgebirgsblock, der an der Wende von Präkambrium zu Paläozoikum seine endgültige Konsolidierung erfahren hat. Er ist im Westen vom Gebirgszug der Anden und dem diesem im Osten vorgelagerten Senkungstrog der subandinen Vortiefe (Argentinische Pampas, Gran Chaco, nach Norden in die Niederung des Amazonas-Beckens fortsetzend) umrandet und im Osten an der Atlantik-Küste abgeschnitten. Das kristalline Grundgebirge (Präkambrium) spielt daher in der Geologie Brasiliens die vorherrschende Rolle. Das haben auch SPIX und MARTIUS schon erkannt, ohne es freilich direkt auszusprechen.

Bei der Deutung des Kristallins war man zunächst davon ausgegangen, daß hoch-metamorphe Komplexe (Gneise und Migmatite) altpräkambrisch, schwach-metamorphe Komplexe wie Glimmer- und Serizitschiefer, jung-präkambrisch seien, entsprechend der alten, ursprünglichen Lehrmeinung in der Geologie. So wurde z. B. die mäßig metamorphe Folge von Glimmerschiefern und Serizitquarziten im südlichen Minas Gerais, in die sich die dortigen Eisenerze einschalten, als jung-präkambrisch eingestuft *(Minas-Serie),* während man die hoch-metamorphen Gneise und Migmatite des Orgelgebirges und der Berge von Rio de Janeiro ins Alt-Präkambrium stellte (Archaikum, „Protogneis"). Weit verbreitet finden sich in Brasilien Formationskomplexe, die kaum oder gar nicht metamorph und nicht verfaltet sind, wie etwa der *Bambui-Kalk* im São Francisco-Becken, oder die Quarzit-Tafel der Chapada Diamantina in Bahia. Sie glaubte man wegen der fehlenden Metamorphose und Faltung nicht ins Präkambrium stellen zu können; man betrachtete sie als paläozoisch. Da aber diese paläozoisch eingestuften Formationen an anderen Orten auch gefaltet sind, mußte man auch paläozoische (kaledonische oder variszische) Gebirgsbildungen als am Aufbau des brasilianischen Blockes beteiligt annehmen. Dieses Vorstellungsbild von der Geologie Brasiliens bestimmt zur Gänze die 1942 erschienene, zusammenfassende Darstellung der Geologie Brasiliens von O. H. LEONARDOS und A. I. de OLIVEIRA.

Dieses Vorstellungsbild wurde in den fünfziger Jahren durchgreifend revidiert. In Europa hatte sich ja schon seit Beginn des Jahrhunderts die Erkenntnis durchgesetzt, daß der Metamorphose-Grad nichts aussagt über das erdgeschichtliche Alter, daß also auch hoch-metamorphe Gneise erdgeschichtlich jung, wie umgekehrt schwachmetamorphe Schiefer alt-präkambrisch (archaisch) sein können. Dieser Erkenntnis bewußt, haben ROSIER und EBERT durch geologische Kartierung im Orgelgebirge von Rio de Janeiro und im südlichen Minas Gerais erkannt, daß die hoch-metamorphen Gneise und Migmatite des Orgelgebirges nach Norden in eine gleichaltrige, schwach-metamorphe Formationsfolge übergehen, die eindeutig jünger ist als die Minas-Serie im Eisernen Viereck. Es liegt hier also eine jung-präkambrische *Post-Minasserie* vor, die im Orgelgebirge hoch-metamorph ist – ihr gehören auch, wie LOTZE jr. zeigte, die Gneise der Berge von Rio de Janeiro an –, während sie im Norden, im südlichen Minas Gerais, nur noch schwach-metamorph entwickelt ist. Es konnte damit ein WSW –

Abb. 1:

Abb. 2:

Abb. 1: Großgliederung Südamerikas. – Vertikal schraff. Andenzone. Weit punktiert: Subandine Vortiefe. Horizontal schraff.: Patagonischer Schild. Weiß gelassen: Präkambrium des Brasilianischen Blockes. Eng punktiert: Phanerozoische Sedimentärdecken über dem Präkambrium des Brasilianischen Blockes. (A Amazonas-Becken, M Maranhão-Becken, P Paraná-Becken. X Junge Aufschüttungen im Xingu-Oberlauf und dem Araguaya-Mittellauf).

Abb. 2: Bauplan des Brasilianischen Blockes. Weiß gelassen: Alt- bis mittel-präkambrische Blöcke. Geschlängelte Strichelung: Jung-präkambrische Orogen-Gürtel. Punktiert: Phanerozoische Sedimentär-Decken.

ENE streichendes, jung-präkambrisches Orogen erkannt werden mit einer zentralen, eugeosynklinalen Achse im Orgelgebirge, die im Norden von einem schwach-metamorphen, miogeosynklinalen Streifen begleitet wird. Dieses Orogen streicht nach NE, nach Espírito Santo, weiter und wird an der Atlantik-Küste abgeschnitten. Nach SW setzt es sich durch das Küstengebirge von São Paulo fort in die Hochebene von Curitiba in Paraná. W von Curitiba taucht es unter die Sedimentdecke des Paraná-Beckens unter. Ebert hat es als *Paraíbiden-Orogen* bezeichnet. Heute geht es unter dem Namen *Apiaí-Orogen.* Die Minas-Serie des Eisernen Vierecks ist trotz der nur mäßigen Metamorphose älter als dieser jung-präkambrische Komplex und mußte daher in das Mittel-Präkambrium zurückgestuft werden. In den gleichen Jahren hatte ich von Beobachtungen an den Corumbá-Kalken (Süd-Mato Grosso) ausgehend die Vorstellung entwickelt, daß auch der Bambui-Kalk nicht paläozoisch sei, sondern in das Jung-Präkambrium gehöre. Die nicht metamorphe und nicht gefaltete Bambui-Tafel des São Francisco-Beckens muß als das epikontinentale Vorland des Apiaí-Orogens betrachtet werden. Zahlreiche, seither durchgeführte radiometrische Altersbestimmungen haben diese damals mit Skepsis aufgenommenen Vorstellungen bestätigt. Am jung-präkambrischen Alter der Bambui-Serie zweifelt heute niemand mehr. Damit sind auch die alten Vorstellungen über paläozoische Orogenesen auf dem Brasilianischen Block hinfällig geworden.

Diese Ansätze wurden zum Ausgangspunkt einer rasch fortschreitenden Erforschung des präkambrischen Grundgebirges in Brasilien. Wir können die zu der heutigen Vorstellung führende Entwicklung im einzelnen hier nicht verfolgen, sondern müssen uns darauf beschränken, diese, die in ihren Hauptzügen gut begründet ist, schematisierend vereinfacht kurz zu schildern.

Die nicht metamorphe und nicht verfaltete Bambui-Kalkdecke des São Francisco-Beckens deutet an, daß hier ein schon alt- oder mittel-präkambrisch konsolidierter Block vorliegt, der jung-präkambrisch nicht mehr verfaltet wurde. Dieser Block ist im Westen von einem N-S streichenden jung-präkambrischen Orogen *(Brasilia-Orogen)* umsäumt. Dieses Orogen biegt im N in NE-Richtung ab und taucht hier unter die Sedimentdecke des Maranhão-Beckens unter, erscheint aber nordöstlich davon im westlichen Pernambuco wieder. Im Süden biegt es in südöstliche Richtung ab und umrandet im Süden, nach E abschwenkend, den Komplex des Eisernen Vierecks. Östlich davon biegt es nach N ab und zieht im westlichen Espírito Santo nach S-Bahia, hier wiederum östlich abschwenkend und als *Araçuaí-Orogen* bezeichnet; im Bereich des Rio Pardo läßt es sich bis zur Atlantik-Küste verfolgen, wo es abgeschnitten wird. Im Norden, in Sergipe-Alagoas ist wiederum ein jung-präkambrischer Orogen-Zug festzustellen, mit SE-NW-Streichrichtung, das *Sergipe-Orogen.* Auch dieses wird von der Atlantik-Küste abgeschnitten. Es liegt nahe, das Apiaí- und Araçuaí-Orogen im Süden und das Sergipe-Orogen im Norden in einem großen Orogen-Bogen zu verbinden, der von der Atlantik-Küste abgeschnitten ist. Der hier fehlende Bogenabschnitt ist offenbar in dem, einen recht ähnlichen Aufbau zeigenden West-Kongo-Bogen vorhanden, ein Beweis für den ursprünglichen, unmittelbaren Zusammenhang von Südamerika und Afrika.

In dem weiten, fast ganz Bahia und Minas Gerais umfassenden, von diesen jungen Orogen-Gürteln umsäumten Raum sind alt-präkambrische Gneise weit verbreitet, vor allem in Bahia. Sofern Jungpräkambrium vorhanden ist, liegt es in der Epikontinentalfazies der Bambui-Serie vor. Offensichtlich handelt es sich um einen alt- bis mittelpräkambrisch konsolidierten Block. F. d. Almeida hat ihn als *São-Francisco-Kraton* bezeichnet.

Das vom Eisernen Viereck in S-N-Richtung aus Minas Gerais nach Bahia sich erstreckende *Espinhaço-Gebirge* teilt den São Francisco-Kraton in eine Ost- und Westhälfte. Es ist in der Hauptsache von Quarzitformationen aufgebaut, die in die Minas-Serie gehören, also mittel-präkambrisch sind. Sie bezeugen einen großen N-S-Einbruch während des Mittel-Präkambrium. Die Quarzite entstammen einer aus Westen, also dem Gebiet des heutigen São Francisco-Beckens, kommenden Schüttung. Dieses Becken war also zur Minas-Zeit Hoch- und Abtragungsgebiet und ist erst in der Minas-Orogenese in die Tiefe gedrückt worden, so daß danach die Transgression des Bambui-Kalkes darüber weggehen konnte. Östlich des Espinhaço-Gebirges steht weithin, tief abgetragenes altpräkambrisches Kristallin zutage. Nur in seinem nordwestlichen Abschnitt, in dem Hochplateau von Lençois bis zur Chapada Diamantina, liegt eine flache Decke von nach-alt-präkambrischen Formationen, einerseits Quarzite, die erdgeschichtlich den Quarziten des Espinhaço-Gebirges entsprechen, am Westrand verfaltet sind und dem Espinhaço-Zug im weiteren Sinn zugeordnet werden können und nach Osten hin flach liegen (Chapada Diamantina), und anderseits in dem eingesunkenen Salitre-Becken Bambui-Kalk. Die Quarzite der Chapada Diamantina bezeugen, daß – anders als in der Westhälfte des Kraton – dessen Osthälfte schon zur Minas-Zeit relativ tief lag, so daß die von Westen kommende Sandschüttung sich flächenhaft weit gegen Osten ausbreiten konnte.

Der São Francisco-Kraton ist in seinem inneren Bau relativ gut bekannt. Das ist nicht der Fall bei dem ausgedehnteren, ebenfalls alt- bis mittel-präkambrisch konsolidierten Kraton in Nordbrasilien, dem *Amazonas-Kraton,* der den weiten, vom Xingu, Tapajós und Aripuanã durchflossenen und entwässerten Raum südlich des Amazonas und den Raum nördlich des Amazonas bis Guiana umfaßt. Erst jüngste, mit modernen technischen Hilfsmitteln durchgeführte Aufnahmen haben endgültig bestätigt, daß es sich um einen alt-präkambrischen Block handelt, dessen östlicher und nördlicher Abschnitt Alterswerte um 2 Milliarden Jahre zeigt und vorherrschend SE-NW-Streichen der Strukturen hat. Die westlich des Tapajós liegenden Abschnitte scheinen etwas jünger zu sein mit Alterswerten um 1,5 Milliarden Jahren. Ein Streifen westlich des Tapajós zeigt ebenfalls SE-NW-Streichen, während der west-

lichste Abschnitt (Rondonia) sich durch vorherrschendes N-S-Streichen abhebt. Das Roraima-Plateau im Norden, der Gorotire-Komplex im Raum des mittleren Xingu, der Beneficiente-Komplex im Bereich des mittleren Tapajós werden von quarzitischen, intensiv von Vulkaniten durchsetzten Molasseähnlichen Deckformationen des Alt-Präkambriums aufgebaut.

Auch der Amazonas-Kraton wird im S und E von einem jungpräkambrischen Orogen-Zug umgürtet, der aus dem Raum von Cuiabá, der Hauptstadt von Nord-Mato Grosso in östlicher Richtung über das Quellgebiet des Xingu bis zum Araguaya hin verläuft und hier dem Araguaya folgend in nördlicher Richtung weiterzieht bis zum Zusammenfluß von Araguaya und Tocantins, wo er unter die Sedimentdecke des Maranhão-Beckens untertaucht. Der Westrand des Amazonas-Kratons ist nicht bekannt, er ist in der subandinen Vortiefe niedergebrochen und von jungen Aufschüttungen verhüllt.

Im Raum von Cuiabá schwenkt die jung-präkambrische Orogenzone in südliche Richtung ab und verläuft, großenteils niedergebrochen und von jungen Paraguay-Aufschüttungen verhüllt zum Bodoquena-Gebirge in Süd-Mato Grosso. Dieser lang gestreckte, sigmoidal geschwungene jung-präkambrische Orogen-Zug vom Bodoquena-Gebirge über Cuiabá bis zum Araguaya-Tocantins wird als *Paraguay-Araguaya-Orogen* bezeichnet. Der Raum westlich des Paraguay-Astes dieses Orogens wird heute von der Paraguay-Niederung eingenommen, die in den Gran Chaco sich fortsetzt und der subandinen Vortiefe im weiteren Sinn zugehört. Das Präkambrium ist hier tief eingebrochen und von jungen Aufschüttungen verhüllt. Die herausgehobene Scholle der flach liegenden Corumbá-Kalke und die bis zu 1000 m Meereshöhe herausgehobenen ebenfalls flach liegenden Schollen der Urucum-Tafelberge, sowie eine alt-präkambrische Scholle am Westrand des Bodoquena-Gebirges zeigen, daß hier ein heute tief versenkter, alt-präkambrischer Kraton im Untergrund angenommen werden muß, dem wohl auch das Kristallin von Ost-Bolivien angehört und dessen Ostrand vom Paraguay-Orogen umsäumt wird.

Der weite Raum zwischen dem Paraguay-Araguaya- und dem Brasilia-Orogen ist in seinem größeren südlichen Abschnitt von der Sedimentdecke des Paraná-Beckens verhüllt. In dem schmäleren und kleineren nördlichen Abschnitt – es ist im wesentlichen der Raum des Staates Goiás – ist das Präkambrium entblößt. Westlich des jungen Brasilia-Orogens liegt hier eine N-S streichende Orogen-Zone von Minas-Alter, die von F. de Almeida als *uruaçuanisch* bezeichnet wird, und westlich dieser ist ein schmaler alt-präkambrischer Zwickel vorhanden, der im Süden unter die Sedimentdecke untertaucht. Da in São Paulo zwischen Apiaí- und Brasilia-Orogen ebenfalls ein alt-präkambrischer Komplex liegt, der unter die Paraná-Decke eintaucht, darf man vielleicht vermuten, daß im Untergrund der Nordhälfte des Paraná-Beckens ebenfalls ein heute tief versenkter alt-präkambrischer Block liegt.

Nach Norden taucht, wie schon erwähnt das Brasilia-Orogen, in NE-Richtung abschwenkend unter die Sedimentdecke des Maranhão-Beckens unter und erscheint östlich davon wieder als *Riacho do Pontal-Komplex* wieder. Dieser schart sich mit dem Sergipe-Orogen. Die Verhältnisse im einzelnen sind noch nicht geklärt, da alle Strukturen von dem *Pernambuco-Lineament* abgeschnitten sind, an dem starke junge Transversal-Verschiebungen stattgefunden haben. Nördlich des Lineamentes setzen die jungen Orogene fort und verlaufen, fächerförmig aufspaltend und kleine alte Kerne umsäumend, durch Nordost-Brasilien.

Süd-Brasilien ist fast zur Gänze von der Sedimentdecke des Paraná-Beckens gekennzeichnet. Das Präkambrium tritt nur in dem schmalen Streifen des Küstengebirges von Santa Catarina und einem mäßig breiten Kristallinstreifen entlang der Küste von Rio Grande do Sul, der sich nach Uruguay fortsetzt, zutage. Im Küstengebirge von Santa Catarina ist zwischen einem alt-präkambrischen Block im Norden, im Raum von Joinville, und einem ebensolchen im südlichen Santa Catarina ein jung-präkambrischer, SW-NE streichender jung-präkambrischer Orogen-Zug eingeschaltet, im Raum von Blumenau und Brusque, der an der Atlantik-Küste abgeschnitten ist – seine Fortsetzung liegt im Damara-Orogen in SW-Afrika – und im W unter die Paraná-Decke eintaucht. Seine, in südliche Richtung abbiegende Fortsetzung erscheint in Rio Grande do Sul, als *Porongos-Zug* und läßt sich als *Lavalleja-Zug* nach Uruguay weiterverfolgen. Über das Präkambrium im Untergrund der Südhälfte des Paraná-Beckens weiß man nichts.

Der Bauplan des präkambrischen, brasilianischen Blockes ist somit gekennzeichnet durch das Vorhandensein einiger großer alt- bis mittel-präkambrisch konsolidierter Blöcke – Amazonas-Kraton, São Francisco-Kraton und vielleicht ein weiterer im Untergrund des Nordabschnittes des Paraná-Bekkens –. Sie waren im Jung-Präkambrium durch relativ schmale, langgestreckte, mobile Geosynklinal-Streifen voneinander getrennt, von denen aus weit gespannte Epikontinentaltransgressionen diese Blöcke z. T. überfluteten. Gegen Ende des Präkambrium wurden durch eine allgemeine Gebirgsbildung diese Geosynklinaltröge verfaltet – es ist dies die *Assyntische Orogenese*, die in Brasilien als die *Brasilianische* bezeichnet wird. Dadurch werden die alten Blöcke endgültig miteinander verschweißt und der Brasilianische Block als ganzer endgültig konsolidiert. Es ist der gleiche Bauplan, der auch das Präkambrium Afrikas kennzeichnet. Afrika und Südamerika bildeten eine unmittelbar zusammenhängende endgültig konsolidierte Einheit. Spät- und nach-orogene Bewegungen, Granitisierungen und Granit-Intrusionen, sowie die Bildung nach-orogener Molasse-Formationen *(Camaquã-Formation* in Rio Grande do Sul, *Guaratubinha-Formation* in Paraná, *Estancia-Formation* in Sergipe, *Jaibaras-Formation* in Ceará u. a.) reichen noch in kambrische Zeiten hinein.

Die nach-präkambrische Entwicklung des Brasilianischen Blockes

Die nach-präkambrische Entwicklung vollzieht sich in zwei sich deutlich voneinander abhebenden Etappen, deren erste das gesamte Paläozoikum und das ältere Mesozoikum, deren zweite das jüngere Mesozoikum bis zur Gegenwart umfaßt.

Die sehr langdauernde ältere Etappe ist gekennzeichnet dadurch, daß als Folge der endgültigen Konsolidierung im Zug der Assyntischen Orogenese der heutige, selbständige Brasilianische Block im unmittelbaren Zusammenhang mit dem afrikanischen Block stand, daß man also nicht von einem brasilianischen Block, sondern von einer afro-brasilianischen Einheit als Teil des Gondwana-Großkontinentes sprechen sollte. Im Westen lag die während dieses ganzen Zeitraumes mehr oder weniger vollständig überflutete andine Zone, dem Randbereich eines Ur-Pazifik, während nach Osten der Kontinentalraum sich weithin ausdehnte.

Abgesehen von den mehr oder weniger nur lokal verbreiteten nach-orogenen Molasse-ähnlichen Bildungen, die nach absoluten Altersbestimmungen z. T. kambrisches Alter haben, liegen aus dem *Kambrium* und *Ordovicium* keine eindeutigen Zeugnisse vor. Es hat, soweit man feststellen kann, in diesem Zeitraum Abtragung und eine weiträumige Einebnung der Oberfläche stattgefunden. Mit gutem Grund kann man auch annehmen, daß diese eingeebnete Oberfläche nur schwach vom westlichen Ozean landeinwärts anstieg. Das hatte zur Folge, daß nur geringfügige epirogene Bewegungen und weiträumige epirogene Wellungen zu weit gespannten, flachmeerischen Epikontinental-Transgressionen führen konnten. Solche kennzeichnen das *Silur* und *Devon.* Die Mächtigkeiten sowohl im Silur wie auch im Devon bleiben gering und variieren nur geringfügig. Die Auflagerungsfläche zeigt überall, wo sie zu beobachten ist, einen eingeebneten Untergrund. Die Fazies ist neritisch oder litoral. Sandige und tonige Fazies herrscht allgemein. Kalkfazies fehlt. Es waren, wie auch der Fossilinhalt bestätigt, kühle Meere.

Die *Silur-* und die *Devon-Transgression* kam aus dem zentralandinen, bolivianischen Raum. Die Silur-Transgression dehnte sich über Nord-Mato Grosso und Goiás in das Maranhõ-Piaui-Becken aus und weitete sich hier im Norden westwärts über den Amazonas-Kraton aus. Die Silurdecke ist im Maranhõ-Becken, in der heutigen Amazonas-Rinne und einigen wenigen Erosionsrelikten in Goiás noch erhalten. Die Devon-Transgression nahm den gleichen Weg über Goiás, überflutete aber – nach Ausweis von Erosionsrelikten – fast ganz Nord-Ost-Brasilien und weitete sich ebenfalls weithin über den Amazonas-Kraton gegen Westen aus. Von Nord-Mato-Grosso, wo ausgedehnte Devondecken erhalten geblieben sind, dehnte sich die Devon-Transgression aber auch nach Südosten durch das Paraná-Becken aus. Die Sandschüttung kam nach den sedimentologischen Analysen, wie nicht anders zu erwarten war, von Osten aus dem Inneren des afro-brasilianischen Kontinentes. Auch die aus der Kreuz-

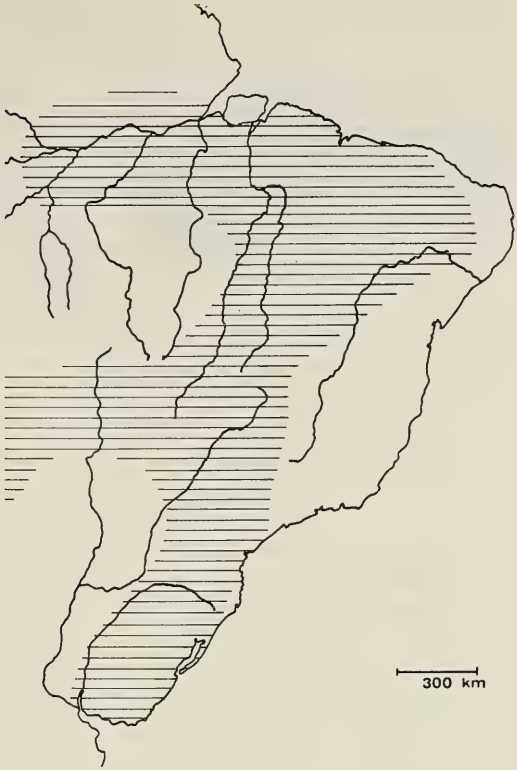


Abb. 3: Ungefähre Ausdehnung der devonischen Epikontinental-Transgression.

schichtung zu rekonstruierenden Wasserströmungen beweisen den Kontinent im Osten. Die Silur- und Devon-Vorkommen von Paraguay fügen sich dem Gesamtbild gut ein. Der Fossilinhalt von Silur und Devon in Bolivien, in Nordbrasilien, in Mato Grosso, in Paraguay, sowie in Paraná und Uruguay bestätigt, daß dieser ausgedehnte neritische Meeresraum auch zoogeographisch eine Einheit bildet.

Nach der Regression des Devonmeeres während des Oberdevon bleibt im Maranhão-Becken ein schwach absinkender binnenkontinentaler Senkungsraum erhalten, dokumentiert durch wenig mächtige terrestrische Ablagerungen mit gelegentlichen Kohlenschmitzen, während weiter im Westen (Amazonas-Raum) erst verzögert, nach einer Schichtlücke terrestrische Sedimentation wieder einsetzt. Im *Oberkarbon* stößt von Westen aus dem nordandinen Raum (Kolumbien) eine Transgression in den Amazonas-Raum vor, die mit episodischen Vorstößen auch das Maranhão-Becken erreicht, wo eine vorwiegend terrestrische Folge einige marine Einschaltungen zeigt. Terrestrische Sedimentation setzt im Maranhão-Becken während des Perm und bis in die Trias hinein fort. Eine eindeutige stratigraphische Gliederung in den monotonen, meist sandigen und fossilleeren Folgen ist bis heute noch nicht erreicht. Aus dem Amazonasraum zieht sich das Meer während des Perm nach Westen zurück. Es bleiben noch einige Restbecken erhalten, in denen mächtige Evaporitfolgen sich ablagern.

Damit schließt die Entwicklung des *paläozoischen Amazonas-Beckens* ab. Aus der Tatsache, daß die paläozoischen Folgen Nordbrasiliens, abgesehen vom Maranhão-Becken, auf die heutige Amazonas-Niederung beschränkt sind, hat man die Vorstellung eines paläozoischen Amazonas-Beckens abgeleitet und dieses als Vorläufer des heutigen Amazonas-Beckens angesehen. Man hat gelegentlich sogar von einer Art paläozoischer Amazonas-Geosynklinale gesprochen. Es handelte sich aber um epi-

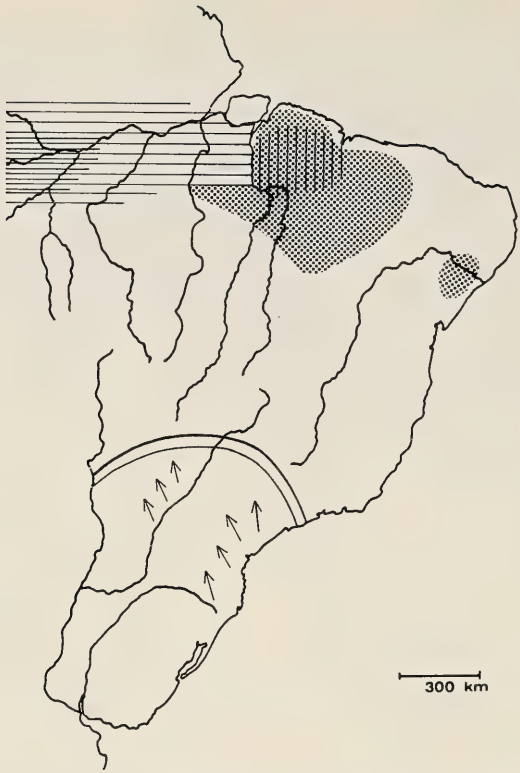


Abb. 4: Jung-Paläozoikum auf dem Brasilianischen Block. Horizontal schraff.: Oberkarbon-Transgression. Eng horizontal schraff.: Evaporitisches Restbecken. Vertikal schraff.: Episodische Meeresvorstöße in das Maranhão-Becken. Punktiert: Festländische Ablagerungen des Jung-Paläozoikums. Doppellinie: Ungefähre Nordgrenze des Gondwana-Inlandeises. Pfeile: Strömungsrichtung im Gondwana-Inlandeis.

sodische Epikontinental-Transgressionen, die nicht auf den schmalen Streifen der heutigen Amazonas-Rinne beschränkt waren. Vereinzelte Erosionsrelikte außerhalb der Amazonas-Rinne bezeugen eine ursprünglich ausgedehntere paläozoische Decke, die in der Hauptsache durch Erosion wieder entfernt wurde und nur in der Einbruchszone der heutigen Amazonas-Rinne noch im Zusammenhang erhalten geblieben ist. Die paläozoische Entwicklung war mit dem Perm endgültig abgeschlossen. Sie ist kein Vorläufer der heutigen Amazonas-Rinne.

Völlig anders ist das *Jungpaläozoikum in Südbrasilien* entwickelt. Nach dem Rückzug des Devonmeeres erfolgten schwache epirogene Hebungen, so daß keine Sedimentation mehr statthatte. Der ganze Raum war wohl schwach gegen W und NW abgedacht. Im Oberkarbon drang von Südwest-Afrika das *gondwanische Inlandeis* vor. Es sind vier große Eisvorstöße zu erkennen, die mit vorherrschenden Strömungsrichtungen von S nach N und SE nach NW bis nach São Paulo und Mato Grosso sich ausdehnten. Die Glazialhorizonte sind durch Interglazial-Formationen voneinander getrennt. Gelegentliche Meeresvorstöße in den Interglazial-Phasen kamen von S und vom W. In den randlichen Aufschüttungsgebieten kann die Glazialfolge Mächtigkeiten bis fast 1000 m erreichen. Nach dem endgültigen Abschmelzen des Gondwana-Inlandeises blieb der gesamte Raum, schwach gegen W und NW abgedacht ein weitgespanntes Niederungsland mit terrestrischer Sedimentation und ausgedehnten Binnenbecken, die infolge gelegentlicher Meereseinbrüche z. T. wohl brackisch waren. In diesen entwickelte sich eine endemische Molluskenfauna. Daneben sind in der gesamten Schichtfolge Concho-

stracen häufig und sehr verbreitet. Während des Perm klingt diese postglaziale Sedimentation aus, wohl infolge schwacher Hebung des Gesamtraumes.

Die Sedimente der *permischen Post-Glazial-Folge (Passa Dois-Serie)* deuten ein kühl humides Klima an. Gleiches gilt auch für die Permfolge des Karroo-Beckens in Südafrika. Während der Trias wird das Klima wärmer und die Obertrias zeigt in Südafrika mit dem äolischen Stormberg-Sandstein ein warm arides Klima an. Die gleiche Entwicklung vollzieht sich auch in Südbrasilien. Über der permischen Passa Dois-Serie liegt der äolische *Botucatu-Sandstein* obertriassischen Alters, das durch die Saurierfauna der Santa Maria-Schichten in Rio Grande do Sul bewiesen wird. Zwischen der Passa Dois-Serie und dem Botucatu-Sandstein liegt somit eine erhebliche Schichtlücke. Da beide Formationen flach liegen, ist eine eigentliche Diskordanz nicht erkennbar.

Im ausgehenden Paläozoikum klingt die Ablagerungsfolge aus. Die *Trias* ist nur durch die wenig mächtigen festländischen Ablagerungen im Maranhão-Becken und den Botucatu-Sandstein in Südbrasilien dokumentiert. Die *Jura-Periode* ist in der Sedimentdecke über dem Grundgebirge überhaupt nicht vertreten. Offenbar hat nach den langen paläozoischen Zeiträumen, während derer die Oberfläche des späteren brasilianischen Blockes nur wenig über dem Meeresspiegel lag und im Zug schwacher epirogener Bewegungen immer wieder episodisch überflutet wurde, im älteren Mesozoikum eine etwas stärkere epirogene Hebung eingesetzt. Abgesehen von festländischen Umlagerungsprodukten mäßiger Mächtigkeit fehlen Ablagerungsfolgen.

Diese Situation ändert sich durchgreifend im jüngeren Mesozoikum, von der Wende Jura/Kreide an mit einer Aktivierung des geologischen Geschehens im Zusammenhang mit dem Aufreißen einer zum Süd-Atlantik sich weiterbildenden Spalte, welche die alte afro-brasilianische Einheit in einen südamerikanischen und afrikanischen Block aufteilt.

Die neue Aktivität setzt ein mit einem gewaltigen *basischen Effusiv-Vulkanismus.* Im Untergrund der Amazonas-Rinne wurden zahlreiche SSW-NNE streichende, z. T. über 100 km lange und bis zu 200 m dicke Diabasgänge festgestellt, die sich oft in Diabasdecken ausweiten. Nach radiometrischen Altersbestimmungen sind sie triassisch bis jurassisch. Sie bestätigen, daß ein Amazonas-Becken im heutigen Sinn nicht bestand, das Amazonas-Paläozoikum also mit dem heutigen Amazonas-Becken nichts zu tun hat. Im Maranhão-Becken ist eine ausgedehnte Basaltdecke vorhanden, nach radiometrischen Altersbestimmungen von jurassischem Alter. Zahlreiche Diabasgänge in ihrem weiteren Umkreis zeigen eine ursprünglich viel größere Ausdehnung an. Im Espinhaço-Gebirge haben radiometrische Altersbestimmungen an vielen dort vorkommenden, post-tektonischen Diabas-Gängen ebenfalls jurassisches Alter nachgewiesen. Vielleicht bestand auch dort eine heute durch Abtragung entfernte Basaltdecke. Die gewaltigsten Ergüsse kennt man im Paraná-Becken: Die dort vorkommende Basaltdecke erreicht örtlich fast 2000 m Mächtigkeit; ihre Ausdehnung ist größer als die Bundesrepublik. Das Volumen der ausgeflossenen Lava-Mengen wird auf 650 000 km^3 geschätzt. Man darf vermuten, daß die Basaltdecke aus einigen sehr breiten, flachen Schildvulkanen entstanden ist. Diese sind danach infolge der gewaltigen Auflast isostatisch eingesunken. Erst dadurch ist die breite flache Schüssel des heutigen Paraná-Beckens entstanden. Die Ergüsse des Paraná-Beckens setzten im obersten Jura ein und gingen während des gesamten Neokom weiter.

Diese gewaltigen basischen Lava-Ergüsse ordnen sich vom Amazonas- bis zum Paraná-Becken in einem großen, ungefähr der heutigen Atlantik-Küste parallelen Bogen an. Die vulkanische Aktivität war fast ganz effusiv. Das deutet eine Zerrbeanspruchung an. Es wurden in dieser Zone zahlreiche Spalten aufgerissen. Durch sie konnte dünnflüssige Lava aus großen Tiefen aufdringen und an der Oberfläche deckenförmig auseinanderfließen. Die ausgedehnte Spaltenbildung entwickelte sich nicht zur Süd-Atlantik-Spalte weiter. Die Lava-Füllung der Spalten und vor allem die ausgedehnten Lavadecken verschweißten und versiegelten nach ihrer Erstarrung die Zerrzone rasch und endgültig. Die Zerrbeanspruchung aber bestand nach wie vor. Als Folge davon riß unmittelbar östlich des Bogens der großen Basalt-Ergüsse und Diabas-Spalten an der Wende Jura/Kreide eine neue Spalte auf, die zur Bildung eines N-S verlaufenden Grabensystems führte. In ihm fehlen Lava-Ergüsse. Doch wurde in den stark absinkenden Zerrgräben das aus den östlich und westlich von ihnen liegenden Kontinentalschollen her-

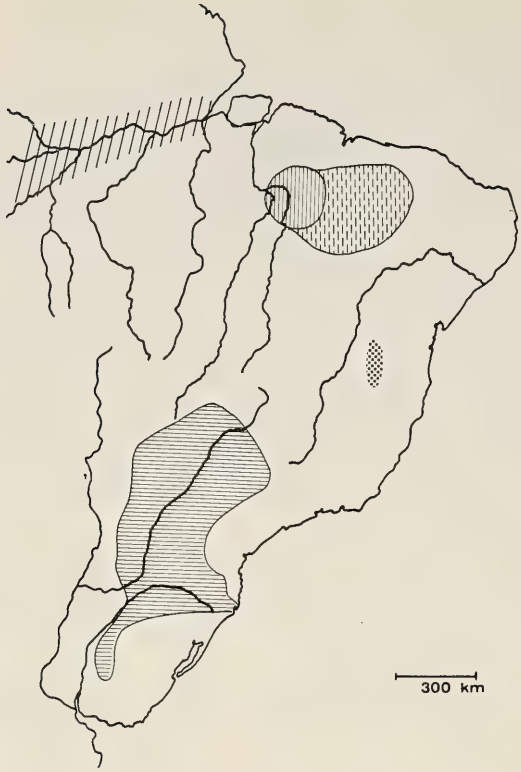


Abb. 5: Basischer Effusiv- und Intrusiv-Vulkanismus des Mesozoikums. Kräftige Schräglinien: Gebiet der Diabas-Gänge im Amazonas-Gebiet. Vertikal schraffiert: Basaltdecke des Maranhão-Beckens. Vertikal gestrichelt: Gebiet der Diabasgänge im Maranhão-Becken, vermutl. ursprüngliche Ausdehnung der Basaltdecke. Horizontal schraffiert: Basaltdecke des Paraná-Beckens. Punktiert: Gebiet der Diabas-Gänge im Espinhaço-Gebirge, die vermutlich in den gleichen Zusammenhang gehören.

angeführte Material abgelagert, so daß rasch eine mächtige sedimentäre Grabenfüllung entstand, an der Ausdehnung, Verlauf und Entwicklung des Grabensystems abgelesen werden kann. Der untere, Mächtigkeiten bis zu 5000 m erreichende Abschnitt der Grabenfüllung, besteht aus vorwiegend sandigen und tonigen, gelegentlich auch mergeligen Ablagerungen, deren tiefste Horizonte noch in den obersten Jura gehören und die nach oben bis in das Apt hineinreichen, in der Hauptsache also das Neokom umfassen. Der Fossilinhalt, in dem Süßwasser-Ostracoden vorherrschen, neben denen untergeordnet auch Mollusken und in einzelnen Horizonten auch Fische vorkommen, ermöglicht die stratigraphische Gliederung und dokumentiert, daß es sich um Süßwasserbildungen, d. h. also um ein intrakontinentales Grabensystem handelt, das nicht zum Ozean geöffnet war. Der ganze Komplex wird unter der Bezeichnung *Recôncavo-Serie* zusammengefaßt. Die Formationsfolge findet sich entlang der brasilianischen Atlantik-Küste von Espírito Santo, Bahia, Sergipe und Alagoas, sowie in dem von Salvador in nördlicher Richtung zum Rio São Francisco hinziehenden *Recôncavo-Tucano-Graben.* An der afrikanischen Atlantik-Küste von Angola und Gabun finden sich in den dortigen Kreide-Küstenbecken völlig übereinstimmende Neokomfolgen, in denen die gleichen Süßwasser-Ostracoden wie in den brasilianischen Küstenbecken vorkommen. Der afrikanische und brasilianische Kontinentalblock lagen also noch unmittelbar zusammen und waren nur durch das intrakontinentale Grabensystem zerschnitten. Dieser Neokom-Graben endigte im Norden im südlichen Pernambuco, auf der afrikani-

schen Seite im Norden von Gabun. Nordost-Brasilien und der Bereich der Guinea-Küste in Afrika hingen also noch unmittelbar zusammen.

Im *Apt* brach von S her das Meer in das Grabensystem ein, dokumentiert durch Evaporit-Formationen in Angola und Sergipe, sowie durch marine Schichten in deren Hangendem mit Ober-Apt-Ammoniten. Das Meer stieß kurz episodisch durch Nordost-Brasilien bis nach Maranhão vor. Die ausgedehnte Gipslager und eine reiche Fischfauna führende *Araripe-Serie* im westlichen Pernambuco und analoge Bildungen in Maranhão bezeugen dies. Im *Alb* erweiterte sich die Verbindung zum Ozean. Fossilreiche Ablagerungen mit Alb-Ammoniten in Angola, Gabun und Sergipe zeigen voll marine Verhältnisse an. Der Fossilinhalt beweist, daß dieses Meer nur ein schmaler Meeresarm war, der nach Süden zu offen war, im Norden aber durch die noch erhaltene Festlandsbrücke Nordost-Brasilien – Nigeria abgeschlossen wurde. Im *Cenoman* erfolgte eine geringfügige Regression des Meeres, das aber im Norden bis nach Kamerun sich ausdehnte. Im *Turon* erfolgte eine neue Transgression, die durch Turonkalke mit reicher Ammonitenfauna gekennzeichnet ist. Das Turon-Meer dehnte sich durch die Benue-Zone in Nigeria bis in das Tschadsee-Gebiet aus und gleichzeitig brach auch die bis dahin noch bestehende Verbindung Nordost-Brasilien – Nigeria ein, wie die Turonkalke des Küstenbeckens von Mossoró in Rio Grande do Norte und entsprechende Ablagerungen an der Guinea-Küste zeigen. In dieser Zeit erst erfolgte die endgültige Trennung Afrika–Südamerika und wurde die Verbindung von Süd- und Nord-Atlantik hergestellt. Bis zum Santon und Campan blieb der die beiden Kontinente trennende Ozean noch schmal. Erst von der obersten Kreide an und im Alttertiär wurde der werdende Ozean rascher ausgeweitet zu seiner heutigen Breite durch eine Westdrift von Südamerika.

Gegen Ende des Neokom erlosch der basische Effusiv-Vulkanismus. Die vulkanische Aktivität auf dem Brasilianischen Block aber war damit nicht zu Ende. Sie setzte sich während der ganzen Oberkreide bis in das Alttertiär hinein fort. Es handelt sich dabei um einen *explosiven Vulkanismus alkalischer Laven,* der sich in zahlreichen, isolierten Vulkanzentren im weiten Umkreis der Basaltdecke des Paraná-Beckens äußerte, in den Staaten Mato Grosso, Minas Gerais, Espírito Santo, Rio de Janeiro, São Paulo und Santa Catarina. Neben zahlreichen explosiven Vulkanbildungen, die bemerkenswerteste die gewaltige Caldera von Poços de Caldas mit einem Durchmesser von 30 km, sind ihm auch Intrusiv-Körper zuzuordnen, deren größter das Itatiaia-Massiv zwischen Rio de Janeiro und São Paulo ist. Dieser Alkali-Vulkanismus gehört wohl in die Nachfolge der großen Basalt-Ergüsse des Paraná-Bekkens. Ganz anderer Art und unabhängig davon ist der *vulkanische Komplex von Cabo* bei Recife (Pernambuco), dessen Aktivität nach radiometrischen Bestimmungen Alb-Alter hat, und in dem neben einem granitähnlichen Intrusivkörper, Trachite, Basalte und Rhyolithe gefördert wurden. Dieses isolierte Vulkanzentrum liegt da, wo das Pernambuco-Lineament an die Atlantikküste tritt. Ihm gegenüber auf der afrikanischen Seite liegt der vulkanische Kamerunberg. Dieses Vulkanzentrum steht wohl irgendwie im Zusammenhang mit den tektonischen Vorgängen der Entwicklung des Süd-Atlantik. Und das gilt wohl auch für die nach-kretacischen, vermutlich jung-tertiären Basaltgänge in Rio Grande do Norte, zu denen der Basaltkegel des Cabugi gehört.

Die Trennung Südamerikas von Afrika und die folgende Westdrift Südamerikas wirkte sich nachhaltig auf die junge geologische Entwicklung des Brasilianischen Blockes aus, wie auch schon der Vulkanismus von Cabo und Rio Grande do Norte andeutet. Die schon früher angelegten tektonischen Störungen des W-E streichenden *Pernambuco-* und *Paraíba-Lineamentes,* die ungefähr den Südrand der bis ins Turon bestehenden Verbindung Nordost-Brasilien-Guinea markieren, wurden im Zug der Westdrift aufgerissen. An ihnen erfolgten kräftige Transversalverschiebungen. Eine ähnliche Transversalverschiebung weiter im Norden riß in der Amazonas-Linie den alten Amazonas-Kraton auf und in diesem Zusammenhang erfolgte wohl der graben-ähnliche Einbruch der heutigen Amazonas-Niederung, die also eine junge, von den älteren Entwicklungen unabhängige Neubildung darstellt.

Auf dem verselbständigten, von Afrika gelösten Brasilianischen Block wurden von der Oberkreide an – wohl im Gefolge dieses ganzen Geschehens – die epirogenen Bewegungen mit vorherrschender Hebungstendenz intensiviert. Im Paraná-Becken mit seiner Basalt-Auflast setzten mäßige Absenkungen fort; in diesem Binnenbecken lagerte sich die teils lakustre, teils terrestrische *Bauru-Formation* mit

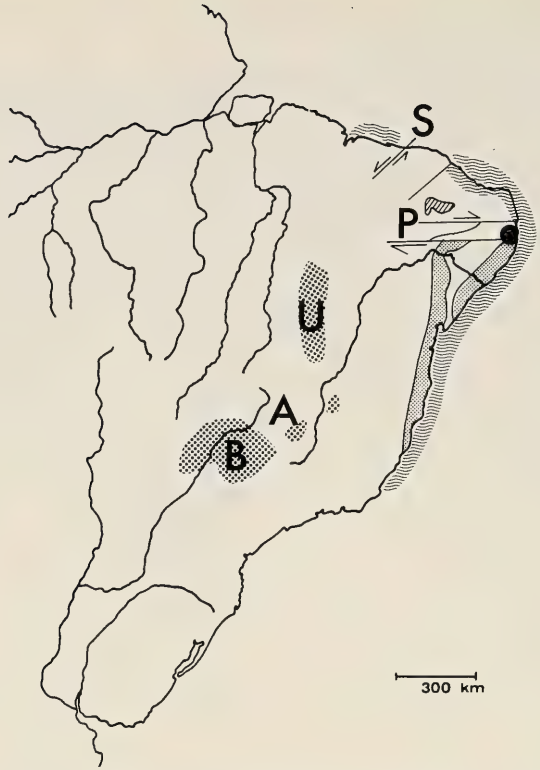


Abb. 6: Kreide in Brasilien. Fein punktiert: Neokome Grabenzone. Schrägschraff.: Araripe-Plateau mit der Santana-Formation (Apt). Horizontal Wellenschraff.: Marine Oberkreide. Grob punktiert: Kretacische Binnenbecken (B Bauru-Form., A Areado-Formation, U Urucuia-Sandstein). Schwarz: Vulkan-Komplex von Cabo. Kräftige schwarze Linien: Hauptstörungen mit Transversalverschiebung in Nordost-Brasilien (P Pernambuco und Paraíba-Lineament, S Pedro Segundo-Sobral-Störung).

einer Dinosaurier-Fauna ab. Eine festländische Decke von Kreidesandstein liegt auch im São Francisco-Becken *(Urucuia-Sandstein)*. Außerhalb dieser Beckenräume aber herrschten Hebungsbewegungen vor, die sich in Etappen vollziehen. Das Großrelief des Brasilianischen Blockes kennzeichnet sich daher durch verschieden hoch liegende Einebnungs- und Rumpfflächen, die sich weithin verfolgen lassen. Die älteren, höher liegenden Rumpfflächen sind mehr oder weniger stark durch die Erosion zerschnitten und aufgelöst. Dank dieser jungen, z. T. recht erheblichen Hebungen zeigt der Brasilianische Block ein jugendliches und unausgeglichenes Oberflächenrelief, was sich in den zahlreichen, z. T. großen Wasserfällen abbildet. Im Rahmen dieser jungen, epirogenen Tektonik, der sich auch eine kräftige Bruchtektonik vergesellschaftet und an der bis ins Quartär hinein Bewegungen nachweisbar sind, hat sich das heutige, z. T. recht eigenartige Züge aufweisende Flußnetz herausgebildet. Flußverlagerungen, Flußumkehrungen, z. T. recht erhebliche Einengungen, bzw. Ausweitungen der Einzugsgebiete der großen Flußsysteme spielen offenbar dabei eine recht erhebliche Rolle. Die Erforschung dieser jungen tektonischen und geomorphologischen Entwicklung Brasiliens und seines Gewässernetzes ist bis heute noch kaum in Angriff genommen.

Literatur

Das Reisewerk von SPIX & MARTIUS – Reise in Brasilien in den Jahren 1817–1820, 3 Bände, München 1823–1831 – ist 1966 im Verl. Brockhaus, Stuttgart, in einem unveränderten Neudruck neu herausgebracht worden, den K. MÄGDEFRAU besorgt hat.

Die ältere Literatur zur Geologie Brasiliens (bis 1970) ist zusammengestellt in K. BEURLEN, Geologie von Brasilien, Verl. Bornträger, Berlin-Stuttgart, 1970.

Im folgenden sind nur einige wenige, neuere Arbeiten von allgemeinerer Bedeutung angeführt, die ausführliche Literaturangaben enthalten.

ALMEIDA, F. F. M., 1977: O Craton de São Francisco. – Rev. Bras. de Geociências, **7**, 349–364

— — HASUI, Y., BRITO NEVES, B. B. e FUCK, R. A., 1981: Brazilian structural provinces. An introduction. – Earth Science reviews **17**, 1–29. Elsevier Scientif. Publ. Comp.

ANDRADE, C. A. C. & CUNHA, F. M. B., 1971: Revisão geológica da bacia paleozóica do Amazonas. – Soc. Brasil. Geol. An. d. XXV. Congr. São Paulo, **3**, 93–112

BASEI, M. A. S., 1978: O vulcanismo ácido-intermediário na região amazônica. – Soc. Brasil Geol. An. d. XXX. congr. **6**, 2400–2422 – Recife.

GAMA, Jr., Erc., 1979: A sedimentacão do grupo Passa Dois (exclusive formação Irati): Um modelo geomórfico. – Rev. brasil Geociências, **9**, 1–16

HASUI, Y., ALMEIDA, F. F. M. & BRITO NEVES, B. B., 1978: As estruturas brasilianas. – Soc. Brasil. Geol. An. d. XXX. congr., **6**, 2423–2437 – Recife.

INDA, H. A. V. & BARBOSA, J. F., 1978: Mapa geológico do Estado da Bahia, 1:1 000 000 e texto explicativo. – Gov. Est. d. Bahia, Coorden. Produção Mineral. – Salvador.

MABESOONE, J. M. & CASTRO, C., 1975: Desenvolvimento geomorfológico do Nordeste brasileiro. – Soc. Brasil. Geol. Núcleo do Nordeste, **3**, 5–36

— — & Fúlfaro, V. J. & SUGUIO, K., 1981: Phanerozoic sedimentary sequences of the South American Platform. – Earth Sci. reviews, **17**, 49–68. – Elsevier Scientif. Publ Comp.

MARINI, C. J., FUCK, R. A., DARDENNE, M. A. & TEIXEIRA, N. A., 1978: Dobramentos da borda oeste do craton São Francisco. – Soc. Brasil. Geol. Núcleo da Bahia, Publ. espec. nro. **3**, 155–204 – Salvador

REZENDE, W. M., 1971: Mecanismo de intrusões de diabásio nas bacias paleozóicas do Amazonas e do Maranhão. – Soc. Brasil. Geol. An. d. XXV. congr. São Paulo, **3**, 123–137

WERNICK, E., 1981: The Archean of Brazil. – Earth Science Reviews, **17**, 31–47. Elsevier Scientif. Publ. Comp.

— — HASUI, Y., BRITO NEVES, B. B., 1978: As regiões de dobra mentos nordeste e sudeste. – Soc. Brasil. Geol. An. d. XXX congr. **6**, 2493–2507 – Recife

Anschrift des Autors:
Prof. Dr. Karl Beurlen,
Gartenstr. 137, D-7400 Tübingen

SPIXIANA	Supplement 9	63–80	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Die Vegetationsgebiete des Reiseweges von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius aus heutiger Sicht

Von **Paul Seibert**
Forstwissenschaftliche Fakultät der Universität München

Abstract

Spix and Martius travelled from 1817 until 1820 through various brasilian landscapes in order to realize scientific researches. On their itinerant way they passed the following vegetationtypes: 1. Tropical evergreen rain forest of the atlantic coast; 2. Deciduous mesophytic subtropical rain forest; 3. Campos and Cerrados; 4. Caatinga with dry forest and – shrubs; 5. Equatorial tropical rain forest of the amazon basin.

In the more recent vegetation maps from SOCHAVA (1964), HUECK/SEIBERT (1972), SCHMITHÜSEN (1976), UNESCO (1981) the areas of these vegetation types are figured in a different manner, which is compared (see table).

In the mentioned areas of vegetation the namegiving formation is predominant, but other units of vegetation are attached to them. The hereby conditioned subdivision of the vegetation areas is represented. The different units of vegetation are explained by illustrations.

Finally is pointed to the anthropogen alterations that took place after the journey of these scientists, and that actually induce a quickly devastation in these areas.

1. Der Reiseweg in Brasilien

Spix und Martius landeten am 15. 7. 1817 in Rio de Janeiro und traten nach einigen Exkursionen in die Umgebung dieser Stadt, bei welchen sie auch das Orgelgebirge besuchten, am 8. 12. 1817 ihre Expedition in das Innere Brasiliens an. Zunächst reisten sie nach São Paulo, wobei sie das Küstengebirge und die Serra da Mantiqueira kennenlernten. Von São Paulo ging die Reise weiter nach Norden in den Staat Minas Gerais, wo das Goldgebiet von Ouro Preto (Villa rica) und der Diamantendistrikt mit Diamantina besucht wurden. Nach Überquerung des Rio Jequitinhonha ging die Reise weiter nach Januaria (Porto de Salgado) am Rio São Francisco und an den Oberlauf des Rio Carinhanha. Von hier wandten sie sich wieder nach Osten, überquerten bei Malhada den Rio São Francisco und gelangten an die Küste bei San Salvador (Bahia). Nach einem Abstecher der Küste entlang nach Süden setzten sie ihre Reise ins Landesinnere fort und kamen bei Juazeiro, in einer sehr trockenen Region, wieder an den Rio São Francisco. Durch die Trockengebiete der Caatinga ging es dann nach Norden, wo an der Küste San Luis erreicht wurde.

Von Belem (Pará) traten sie am 21. 8. 1819 in einem von 8 Indianern geruderten Boot die Fahrt auf dem Amazonas an, die sie über Santarém nach Manaus und Tefé (Ega) an der Mündung des Rio Japurá brachte. Hier trennten sich die beiden. Martius fuhr den Japurá weit hinauf bis Arara-Coara, Spix den Amazonas bis an die peruanische Grenze, und den Rio Negro bis Barcellos. Zusammen traten sie die Rückreise an, waren am 16. 4. 1820 wieder in Belém, wo sie sich am 18. 6. 1820 nach Europa einschifften.

Mit dieser dreijährigen Reise, die vor allem botanischen und zoologischen Forschungen diente, lernten sie nicht nur ein Gebiet kennen, das auch für heutige Begriffe sehr ausgedehnt ist, sondern auch ein Gebiet, das in landschaftlicher und, was uns hier interessiert, vegetationskundlicher Hinsicht außerordentlich vielgestaltig ist und eine Pflanzendecke beinhaltet, die von blanken Sandstränden bis in die

kühlfeuchten Hochlagen der Küstengebirge und von heißen Trockenwäldern und Dorngebüschen bis zu den feuchtwarmen Regenwäldern des Amazonasbeckens reicht. Ich möchte Ihnen hier diese Vegetationsgebiete vorführen und ihre Einteilung und Verbreitung nach dem gegenwärtigen Kenntnisstand besprechen.

2. Grundeinteilung nach der Karte von Hueck

Grob gesehen lassen sich für das Gebiet des Reiseweges folgende Vegetationsgebiete unterscheiden:

1. Immergrüner tropischer Regenwald der atlantischen Küste,
2. wechselgrüne, mesophytische subtropische Wälder,
3. Campos Cerrados, d. h. Savannen,
4. Caatinga mit Trockenwald und -gebüsch,
5. immergrüner tropischer Regenwald des Amazonasgebietes.

In diesen Gebieten herrschen die genannten Vegetationstypen vor. Andere Vegetationseinheiten sind ihnen zugeordnet. Teils unterbrechen sie großflächig die vorherrschende Vegetation, teils sind sie nur kleinflächig beigemischt und spielen keine bedeutende Rolle. Teils sind es Einheiten, die als Exklaven aus benachbarten Vegetationsgebieten übergreifen, teils sind es eigenständige Einheiten, die nur innerhalb des übergeordneten Vegetationsgebietes vorkommen und für dieses charakteristisch sind, wie z. B. die Várzea- und Igapó-Überschwemmungswälder für das Amazonasgebiet.

3. Darstellung der Vegetationskarten von Hueck, Schmithüsen, Soczava und der Unesco im Vergleich

Es lohnt sich, die neueren vorliegenden Vegetationskarten von Schmithüsen (1976), Soczava (1964) und die ganz neue der Unesco (1980) mit der Hueck'schen Karte (1972) zu vergleichen. Hierdurch lernen wir auch die anderen Auffassungen kennen, können kritisch zu ihnen Stellung nehmen, können aber auch an der Hueck'schen Karte Korrekturen vornehmen.

Die Karte von Hueck im Maßstab 1:8000000 stellt im wesentlichen die natürliche Vegetation, d. h. die potentielle natürliche Vegetation dar oder wenigstens die Vegetation, die Hueck seinerzeit für natürlich hielt. Die dargestellten Einheiten sind Formationen, d. h. nach physiognomischen Merkmalen, die durch die Lebensformen der herrschenden Pflanzen bestimmt sind, eingeteilte Vegetationstypen. In der Legende sind sie unter übergeordneten Begriffen zusammengefaßt, von denen „Tropische und subtropische Regenwälder", „Wechselgrüne, mesophytische, tropische und subtropische Wälder", „Trockenwälder", „Savannen, Palmensavannen und Palmenwälder" und „Gewässerwälder" für unseren Bereich wichtig sind.

Die Einheiten werden als Formationen benannt und, wo nötig, durch geographische Zusätze weiter unterteilt. Zum Teil werden auch die spanischen bzw. portugiesischen Bezeichnungen gewisser Vegetationseinheiten verwendet wie z. B. Campos Cerrados, Caatinga u. a.

Die Südamerika-Karte 1:25000000 von Schmithüsen ist Bestandteil eines biogeographischen Weltatlas und stellt ebenfalls die potentielle natürliche Vegetation dar. In der Abgrenzung der Einheiten zeigt sie eine große Übereinstimmung mit der Karte von Hueck. Die Einteilung und Benennung der Einheiten folgt einer weltweit gültigen Klassifikation und ermöglicht es, leicht die Vegetationstypen der verschiedenen Erdteile zu parallelisieren und zu vergleichen. Die Benennung erfolgt ebenfalls mit Formationsbezeichnungen, doch nicht wie bei Hueck, mit geographischer Unterteilung. Insofern ist die Einteilung taxonomisch konsequenter; doch fehlt diesen mehr abstrakten Einheiten ein wenig der Bezug zum Gebiet und damit die Anschaulichkeit.

Die Karte von Soczava (1964) im Maßstab 1:20000000 ist ebenfalls eine Karte der potentiellen natürlichen Vegetation nach Formationen. In bezug auf den Grenzverlauf weicht sie in manchen Teilen

deutlich von den beiden vorgenannten Karten ab; und es finden sich Darstellungen, die mit unseren heutigen Kenntnissen nicht zu vereinbaren sind, z. B. die Einheit 10: Südbrasilianische temperiert-feuchte immergrüne tropische Bergwälder. Die Benennung erfolgt mit Formationsbezeichnungen, denen, mehr noch als bei HUECK, geographische Zusätze beigegeben sind. Übergeordnet sind Bezeichnungen, die verwandte Formationen zu größeren Gruppen zusammenfassen.

Die neueste Karte und zugleich die mit dem größten Maßstab, nämlich 1:5 000 000, ist die von der UNESCO herausgegebene Vegetationskarte, von der leider die Erläuterungen noch nicht vorliegen. Diese Karte wurde unter der Leitung von LEGRIS am Institut de la carte internationale du Tapís végétal in Toulouse/Frankreich erarbeitet. Sie entstammt also der Schule von GAUSSEN und ist somit im Gegensatz zu allen vorher genannten Werken eine Karte der realen Vegetation, d. h., daß in ihr ausgedehnte Kulturflächen dargestellt sind, wodurch hier die natürliche Ausgangsvegetation nicht mehr erkennbar ist. Hierdurch unterscheidet sich das Kartenbild schon auf den ersten Blick deutlich von dem der anderen Karten. Auch in dieser Karte sind Formationen dargestellt, deren Benennung weltweit gültig ist. Deren übergeordnete Gliederung folgt klimatischen Kriterien. Bei den klimabedingten Formationen ist zunächst der Temperaturfaktor, dann die Feuchtigkeit berücksichtigt. Die edaphisch bedingten Formationen folgen als eigene Gruppe. So ergibt sich folgende Gliederung:

A. Klimabedingte Formationen

I. Regionen mit immerwarmem Klima (> 20° C)
Hyper- und sehr humide Formationen (> 2000 mm)
Humide Formationen (1000–2000 mm, 0–3 Trockenmonate)
Subhumide Formationen (1000–2000 mm, 4–5 Trockenmonate)
Trockene Formationen (500–1000 mm, 5–8 Trockenmonate)
Sehr trockene Formationen (200–500 mm, 8–9 Trockenmonate)

II. Regionen mit frischen Jahreszeiten (10–20° C)
a) Tropische submontane Regionen (1000–2000 m)
Hyper- und sehr humide Formationen (> 2000 mm)
Humide Formationen (1500–2000 mm)
Subhumide Formationen (1000–1500 mm)
Trockene und sehr trockene Formationen (200–1000 mm)
b) Tropische montane Regionen (2000–3000 m)
Sehr humide Formationen (> 2000 mm)
Humide Formationen (1500–2000 mm)
Subhumide Formationen (1000–1500 mm)
Trockene Formationen (500–1000 mm)
c) Nichttropische Regionen der Tieflagen und tropische mit frischen Jahreszeiten

III. Regionen mit kaltem Klima (0–10° C)
a) Hochandine Regionen
b) Regionen niederer Lagen
Sehr humide Formationen (> 2000 mm)
Humide Formationen (1000–2000 mm)
Trockene Formationen (500–1000 mm)
Sehr trockene Formationen (200–500 mm)

IV. Regionen mit sehr kaltem Klima (> 0° C)

B. Edaphische Formationen
(Ufer, Sumpfwälder, Mangrove, Überschwemmungswiesen, Dünenvegetation u. a.)

HUECK	UNESCO	SCHMITHÜSEN	SOCZAVA
KÜSTE			
25 Immergrüner tropischer Regenwald des atlantischen Küstengebirges	31 Submontaner tropischer immergrüner Saisonwald (A IIa)	Tropischer Gebirgsregenwald	10 Südbras.temperiert - feuchte immergrüne tropische Bergwälder 11 Ostbras.Bergwälder mit laubabwerfenden Arten
26 Immergrüner tropischer Regenwald der atlantischen Küstenebenen	8 Tropischer oder subtropischer immergrüner Wald der Tieflagen (A I)	Tropischer immergrüner Saisonregenwald Tropischer immergr. Tieflandsregenwald	9 Ostbras.atlantische wechselfeuchte immergr. tropische Wälder
72 Stranddünen und Stranddünenwälder	103 Dünenvegetation (B)	_____	38 Psammophile tropische Vegetation (Restinga)
88 Mangrove	94 Mangrove	Mangrove	19 Mangrove
SUBTROPEN			
29 Wechselgrüne, mesophytische, subtropische Wälder Ost- und Südbrasiliens	55 Subtropischer halbimmergrüner Wald (A IIc)	Subtropischer immergrüner Regenwald	8 Wechselfeuchte immergrüne tropische Wälder Brasiliens u.Uruguays
	58 Kältekahler Wald der Tieflagen und des Hügellandes (A IIc)	Tropischer halbimmergr.Tieflandsregenwald	12 Ostbras.wechselfeuchte tropische Wälder
	31 Submontaner subtropischer immergrüner Saisonwald (A IIa)	Tropischer halbimmergr.Saisonwald	
32 Araukarienwald von Araucaria angustifolia	Immergrüner (subtropischer) Saisonwald; schmalblättrige (A IIc)	Araukarienwald	40 Araukarienwälder
54 Campos Limpos in den Hochlagen	Mittelhohes Grasland, praktisch ohne Gehölze (A IIc)	Höhentrockensavannen	27 Bras.subtropische baumlose Savannen
CAMPOS CERRADOS			
46 Campos Cerrados	13,38, 56 Mittelhohes Grasland mit (breitblättrigen immergrünen) Gehölzen (A I, IIa, c)	Campo Cerrado	25 Savannen mit xerophilen Halbbäumen und Sträuchern (Campos cerrados)
55 Campos Limpos in den Hochlagen Zentral- und NO-Brasiliens	14 Mittelhohes Grasland vor allem aus Büschelgräsern (A I)	Trockensavannen	26 Bras.tropische Hochgrassavannen (Campos Limpos)
29 Wechselgrüne, mesophytische, tropische Wälder	10 Tropischer immergrüner Saisonwald der Tieflagen (A I)	Tropischer regengrüner Monsunwald	12 Bras.wechselfeuchte tropische Wälder
	58 Kältekahler Wald der Tieflagen und des Hügellandes (A IIc)	Tropischer regengrüner Trockenwald mit immergrünem Unterholz	
87 Galeriewälder	100 Tropische Überschwemmungswiesen (B)	Tropischer immergrüner Flußuferwald	4 Immergrüne tropische Galeriewälder

HUECK	UNESCO	SCHMITHÜSEN	SOCZAVA
CAATINGA			
43 Caatinga	18 Halbkahler Dornwald mit Sukkulenten (A I) 41 Submontanes xeromorphes Gebüsch mit u. ohne Sukkulenten und "Caatinga" (A IIa)	Dornbaum- u.Sukkulentenwald	37 Ostbras.tropische lichte Dornstrauch- u.Kaktuswälder (Caatinga)
44 Agreste-Wald	———	Tropischer regengr.Trockenwald	9 Ostbras.atlant.wechselfeuchte immergrüne tropische Wälder
48 Palmenwälder des Babaçu-Gebietes	12 Tropischer immergr. Saisonwald der Tieflagen mit Babaçu (A I)	Offene Schopfbaum-Formation	24 Bras. Palmenwälder
49 Grasfluren des Babaçu-Gebietes	100 Trop.Überschwemmungswiesen (B)	Feuchtsavannen	———
87 Galeriewald	100 Trop.Überschwemmungswiesen (B)	———	4 Immergrüne tropische Galeriewälder
55 Campos Limpos in den Hochlagen Zentral- und NO-Brasiliens	———	Trockensavannen	26 Bras.tropische Hochgrassavannen (Campos Limpos)
AMAZONAS			
1-9 Immergrüner trop.Regenwald des Amazonas- und Oriocogebietes	1,2 Hyperhumider und sehr humider trop. Regenwald der Tieflagen (A I) 5 Tropischer immergr.Saisonwald der Tieflagen (A I)	Tropischer immergr.Tieflandsregenwald	1 Tropische immerfeuchte, immergr. Äquatorialwälder des Amazonasbekkens
14 Várzea-Wald	89 Tropischer immergrüner Uferwald (B) 100 Tropische Überschwemmungswiesen (B)	Tropischer Überschwemmungswald (Várzea)	2 Überschwemmte, immerfeuchte, immergrüne Äquatorialwälder des Amazonasoberlaufes
———	91 Tropischer immergr.Sumpfwald (B)	Tropischer Überschwemmungssumpf (Igapó)	3 Überschwemmte,immerfeuchte,immergr.Äquatorialwälder d.Amazonasunterlaufes
15 Campinas und "Caatinga beixa" im Gebiet der amazonischen Caatinga	———	———	
46 Savannen (Campos)	4,7 Mittelhohes Grasland mit Gehölzen (A I)	Feuchtsavannen	26 Bras.tropische Hochgrassavannen (Campos Limpos) 5 Lichter Wald und Savannen in der Amazonas-Hyläa

Erläuterung: A Klimabedingte Formationen
zu UNESCO: I Regionen mit immerwarmen Klima; IIa Regionen mit frischen Jahreszeiten, tropisch-submontan; IIc Regionen mit frischen Jahreszeiten, tropisch-frisch und subtropische Tieflagen;

B Edaphisch bedingte Formationen

Die den Vegetationsformationen übergeordnete Gliederung nach klimatischen Kriterien bewirkt, daß manche Formationen mehrmals auftauchen können, wenn sie z. B. in Gebieten verschiedener Humidität vorkommen.

Eine Parallelisierung der Einheiten von HUECK, SCHMITHÜSEN, SOCZAVA und der UNESCO wurde versucht und in der voranstehenden Tabelle zusammengestellt.

Im folgenden werden die Vegetationsgebiete mit ihren wichtigsten Formationen im Bild vorgestellt und es wird dabei auf Untergliederungsmöglichkeiten der namengebenden Formationen eingegangen.

4. Die wichtigsten Vegetationseinheiten und Probleme ihrer Untergliederung

4.1 Küste

An der brasilianischen Küste herrscht ein immergrüner tropischer Regenwald, der seine Existenz hoher Luftfeuchtigkeit und hohen Niederschlägen verdankt. Er besiedelt die älteren Teile der Küstenebene und die zum Meer abfallenden Gebirgshänge bis zur Kammlinie und hat auch in seinem südlichen Teil noch einen durchaus tropischen Charakter.

HUECK (1966) unterscheidet den tropischen Regenwald der Küstenebene von dem der Gebirgshänge. Letzteren unterteilt er in einen nördlichen und südlichen Abschnitt. Im Süden, wo das Gebirge größere Höhen erreicht als im Norden, kann man neben der unteren eine obere Höhenstufe unterscheiden, die bei 1200–1300 m Höhe beginnt und typischen Nebelwaldcharakter hat.

Der Regenwald ist sehr artenreich und weicht hierin trotz aller sonstigen Verschiedenheit kaum vom Amazonaswald ab. Die Bestände sind je nach Standort 20 bis 35 m hoch und haben zahlreiche Lianen und Epiphyten. Charakteristisch sind ein hoher Anteil von Baumfarnen und zahlreiche Palmen von mittelhohem Wuchs, die meist im Unterstand bleiben (Abb. 1). In der Küstenebene und im nördlichen Abschnitt auch in den Bergen ist der Wald durch Kulturen stärker zurückgedrängt als in den Gebirgen des Südabschnittes.

Der Nebelwald ist niedriger und nimmt in den oberen Lagen das Aussehen eines 6–8 m hohen Buschwaldes an. Die krüppeligen Stämme und Äste sind, wie auch bei anderen Nebelwäldern, in dichte Moospolster eingehüllt.

Dem Regenwald der Küstenebene ist ein schmaler Streifen, das Litoral vorgelagert. Hier sind Mangroven, lockerer Grasbewuchs auf Dünen, Dünengebüsch und -wald die wichtigsten Formen der Pflanzendecke (Abb. 2).

4.2 Subtropen

Westlich des brasilianischen Küstengebirges beginnt eine ausgedehnte Landschaft, in der die Wälder neben immergrünen Baumarten in wechselndem Maße auch laubabwerfende Arten enthalten. Die Lage am Rande der Tropen bedingt ein Klima mit milden Wintern und wenig stark ausgeprägten Trokkenzeiten. Trotz einheitlicher Klimabedingungen und Höhenlagen meist zwischen 400 und 800 m sind die Wälder in dem großen Gebiet nicht einheitlich, sondern reichen von halbimmergrünen bis zu wechselgrünen Formationen. Heute sind jedoch die Wälder, wie die Karte der UNESCO zeigt, bis auf geringe Reste ganz verschwunden. Im Staate São Paulo ging der Waldanteil von ursprünglich mehr als 90% auf weniger als 10% zurück, von denen der größte Teil nicht einmal im Gebiet der subtropischen, sondern der tropischen Wälder des Küstengebirges liegt.

In der HUECK'schen Karte sind die halbimmergrünen tropischen Wälder Ostbrasiliens nicht von diesen subtropischen Wäldern abgegrenzt, worauf wir im Vorwort zur 2. Aufl. dieser Karte aufmerksam gemacht haben. Ob die Grenze soweit südlich anzusetzen ist wie bei SCHMITHÜSEN oder weiter nördlich verläuft, müssen zukünftige Untersuchungen zeigen.

Abb. 1: Mittelhohe Palmen (*Euterpe edulis*) im Unterstand des immergrünen tropischen Küstenregenwaldes

Abb. 2: Dünengebüsch der Restinga

Abb. 3: Halbimmergrüner subtropischer Regenwald

Abb. 4: Araukarienwald *(Araucaria angustifolia)* mit Laubbäumen

Der allgemeine Charakter ist der eines 25–30 m, gelegentlich aber auch bis über 40 m hohen Waldes mit viel Unterholz, Lianen und Epiphyten (Abb. 3). Auch Baumfarne treten stellenweise reichlich auf. Auf weniger günstigen Böden nimmt das Höhenwachstum der Bäume rasch ab. Solche Bestände leiten zu den Campos Carrados über, die in das Gebiet der subtropischen Wälder inselförmig eingesprengt sind.

In den höheren Teilen des südbrasilianischen Berglandes liegt das Areal der Araukarienwälder. Spix und Martius waren hier nicht, wohl aber in einer Exklave des Araukariengebietes in der Serra da Mantiqueira. Diese Wälder liegen zwischen 1400 und 1800 m hoch. Es gibt hier eine sehr charakteristische Vegetationsverbreitung, indem die Araukarienwälder mit Laubbäumen auf den ebenen und weniger geneigten Hängen wachsen, Araukarienwälder mit Podocarpus in den feuchteren Tälern und reine Laubwälder an den steilen Hängen (Abb. 4).

Ausgedehnte waldfreie Flächen (Campos) liegen über den Araukarienwäldern. Doch sind sie nicht höhenstufenbedingt, wie man aus bewaldeten Bergrücken in der Nähe schließen kann, die höher liegen. Nur Teilflächen von ihnen sind anthropogen; sie weichen in der floristischen Zusammensetzung von den eigentlichen Camposflächen ab, die eine eigenständige Flora enthalten und, worauf unsere Untersuchungen (Seibert et al. 1975) hinweisen, edaphisch bedingt sind. Hierdurch läßt sich der schon von Hueck erwähnte plötzliche Übergang vom Wald zum Campos erklären, der zunächst eher an anthropogene als an natürliche Ursachen denken läßt.

4.3 Campos Cerrados

Ein Teil der Reise von Spix und Martius führte durch die weiten Savannen, die in großer Ausdehnung das zentralbrasilianische Hochplateau mit Höhenlagen meist zwischen 500 und 600 m überkleiden. Die als „Campo Cerrado" bezeichneten Savannen besitzen einen lichten bis stärker geschlossenen Baumbestand, der zusammen mit zahlreichen Sträuchern über einer Decke von Kräutern und Gräsern wächst. Die Bäume und Sträucher sind meist immergrün mit großen Blättern, haben eine dicke Rinde und einen auffallend gedrehten Stamm. Sie werden kaum höher als 3–8 m.

Die Brasilianer unterteilen diese Savannen in 4 Typen:

Der Cerradâo besteht aus einer ziemlich geschlossenen Baumschicht, die in der Regel auch höher (bis 18 m) ist. Er bildet den Übergang zu tropischen und subtropischen Regenwäldern.

Cerrado und Campo Cerrado sind die eigentlichen Savannen und unterscheiden sich voneinander im wesentlichen nur durch die Dichte des Baum- und Strauchbestandes (Abb. 5), der beim Cerrado $^1/_3$ bis $^2/_3$ der Fläche bedecken mag, bei den Campos Cerrados weniger als $^1/_3$. Die Campos sujos mit niedrigem Strauchwuchs bilden den Übergang zu den baumfreien Campos limpos.

Über die ökologischen Faktoren, denen die Campos Cerrados ihre Existenz verdanken, ist viel gerätselt worden. Zu Beginn des Jahrhunderts waren die Botaniker noch davon überzeugt, daß es sich um Trockenwälder handelt. Rawitscher (1948) und Ferri (1955) haben aber gezeigt, daß bei den Cerradopflanzen die Wasserabgabe durch Transpiration nur wenig oder gar nicht eingeschränkt ist. Auch das tropisch halbfeuchte Kontinentalklima mit Niederschlägen um 1500 mm im Jahr spricht gegen diese Annahme. Immer wieder überrascht auch beim Überschreiten der Grenze zwischen Cerrado und der viel trockeneren Caatinga, daß auf deren Trockenstandorten bis über 20 m hoher Wald wächst, im Vergleich zu dem die Cerrado-Bäume kümmerlich wirken.

Auch die Theorie, daß die Campos Cerrados auf die häufigen Brände und damit auf den Menschen zurückzuführen sind, konnte nicht überzeugen, weil diese Savannen auch in sehr abgelegenen Gebieten verbreitet sind, nicht eine Sekundärvegetation darstellen, sondern eine eigenständige Pflanzendecke bilden mit besonderen Lebensformen und endemischen Arten, die sich über Cerrado-Inseln im Amazonasbecken bis in die Chaparrales von Venezuela verfolgen lassen. Erst die Forschungen der neueren Zeit haben die Erkenntnis gebracht; daß es sich bei diesen Savannen um eine edaphisch bedingte Vegetation handelt, die auf sehr sauren Böden mit hohen, toxisch wirkenden Aluminiumgehalten stockt.

Abb. 5: Im Cerrado bedecken die Bäume ein bis zwei Drittel der Fläche

Viele Cerrado-Pflanzen sind gegen hohe Al-Dosen resistent; ihr Erscheinungsbild entspricht der Physiognomie von Al-Pflanzen. Die Untersuchungen von GOODLAND (1969, 1970, 1971) haben gezeigt, daß das Nährstoffangebot der Böden vom Campo sujo zum Cerradâo kontinuierlich zunimmt, während der Al-Gehalt geringer wird (58% im Campo sujo, 35% im Cerradâo).

Reine Grasfluren (Campos Limpos) ohne höhere baumförmige Gehölze unterbrechen die Cerrados auf steinigen, trockenen Böden insbesondere in den höheren Lagen der Bergrücken.

Auf besseren Standorten kommen im Cerrado-Gebiet auch Feuchtwälder mit Baumhöhen von 20–30 m vor, die dem tropischen oder subtropischen halbimmergrünen Wald zuzuordnen sind. Insbesondere das Unterholz dieser Wälder besteht aus immergrünen Arten.

4.4 Caatinga

Die für den Nordosten am meisten bezeichnende Vegetation ist die „Caatinga", d. h. der helle, offene Wald, ein laubabwerfender regengrüner Trockenwald aus niedrigen oder mittelhohen Stämmen und dornigen Sträuchern oder ein Gebüsch, das sich mit den trockensten Böden abfindet.

Die Trockenheit ist für die ganze Region der ausschlaggebende Faktor und bestimmt fast alle Erscheinungen des Landes von der Verwitterung der Gebirge bis zur Zusammensetzung der Wälder und Gebüsche, ja bis zur Bevölkerungsdichte. Die Niederschläge liegen unter 700 mm, im zentralen Teil sogar unter 500 mm. Sie fallen vornehmlich im Sommer, so daß der Winter von einer langen Trockenperiode beherrscht wird. Extreme Trockenjahre führen zu großen Katastrophen, indem die Viehbestände absterben und die Ernährung der Bevölkerung nicht mehr gesichert ist.

Die eigentliche Caatinga entspricht den Trockengehölzen anderer Zonen und erinnert in ihrem Aussehen sehr an den Chaco des zentralen Südamerika. Sie läßt sich auf verschiedene Weise gliedern wie LÜTZELBURG (1922–23) und EGLER (1951) gezeigt haben. Bei einer Reise im Jahre 1973 konnte ich eine Einteilung finden, die zunächst Wälder und Gebüsche unterscheidet und diese in folgender Weise untergliedert (GENSER u. SEIBERT 1974):

Wälder, vorwiegend im südlichen Abschnitt beobachtet (600–800 mm Jahresniederschlag):

Trockenwald mit Flaschenbäumen (Abb. 6):

15–20 m hoher Wald aus laubabwerfenden Baumarten mit Barrigudo *(Cavanillesia arborea)* auf Latosol, Serosem und grauem Auenboden,

Abb. 6: Regengrüner Trockenwald der Caatinga mit Flaschenbäumen *(Cavanillesia arborea)*

Abb. 7: Regengrüner Trockenwald der Caatinga mit Kakteen *(Austrocephalocereus)*

Trockenwald mit Kakteen (Abb. 7):

10–15 m hoher Wald aus laubabwerfenden Bäumen mit Kakteen und Boden-Bromeliaceen auf Latosol und Flußsand,

Berg-Trockenwald:

5–10 m hoher Wald aus laubabwerfenden Bäumen und Sträuchern auf Serosem des Hügellandes,

Trockenwald und -gebüsch der Kalkfelsen:

Offene Gebüschbestände mit einzelnen bis 10 m hohen Bäumen auf Kalkrohboden,

Dornwald:

10 m hoher Wald aus laubabwerfenden Leguminosen-Baumarten auf Vertisol sehr trockener Gebiete,

Trockenwald mit Immergrünen:

15–20 m hoher Wald aus laubabwerfenden Baumarten, durchsetzt mit immergrünen Arten des tropischen halbimmergrünen Regenwaldes auf Latosol im Übergangsklima,

Abb. 8: Trockengebüsch der Caatinga mit Bäumen *(Spondias tuberosa)*

Gebüsche, im zentralen Teil der Caatinga (Juazeiro-Paulo Afonso, 400–700 mm Jahresniederschlag)

Trockengebüsch mit Bäumen (Abb. 8):

2–3 m hohe Gebüschbestände aus laubabwerfenden Sträuchern mit einzelnen bis 5 m hohen Bäumen auf Trockenböden, Serosem, gelegentlich auch Flußsand,

Trockengebüsch mit Kakteen:

2–3 m hohe Gebüschbestände aus laubabwerfenden Sträuchern mit Kakteen und Bodenbromeliaceen auf Trockenböden und Serosem,

Berg-Trockengebüsch:

1–2 m hohe Gebüschbestände aus laubabwerfenden Sträuchern auf Serosem,

Kakteengebüsch:

Offene Gebüschbestände mit viel Kakteen auf Trockenböden unter Restschottern.

Auf Sonderstandorten gibt es noch andere Gesellschaften, nämlich Salzfluren mit Halophyten und in Bach- und Flußtälern auf nassen Standorten Wachspalmensavannen oder Galeriewälder.

Im Osten leitet der Agrestewald, der heute fast ganz den landwirtschaftlichen Kulturen gewichen ist, zum Küstenregenwald über.

Wie in der Region der Cerrados gibt es auch in der Caatinga auf den Ostseiten niedriger Gebirgszüge infolge höherer Luftfeuchtigkeit und erhöhter Niederschläge halbimmergrüne Regenwälder. Auf den

Abb. 9: Babaçu-Palmenwälder *(Orbignya)*

Bergrücken, die auch noch feuchter sind und häufig sehr arme Böden haben, kommt wieder der Cerrado in einer höhenbedingten Abwandlung vor.

Im Nordwesten schließt an die Caatinga ein regenreicheres Gebiet an, das durch Wälder charakterisiert ist, die auf grundwassernahen Böden mit schlechter Entwässerung stocken und von der Babaçu-Palme *(Orbignya martiana)* beherrscht werden (Abb. 9). Durch dieses Gebiet sind SPIX und MARTIUS gereist, bevor sie in das Amazonasbecken gelangten.

4.5 Amazonas

Ich habe die Caatinga etwas ausführlicher behandelt, weil man über die Vegetation dieses Gebietes wenig hört und selten Bilder zu sehen bekommt.

Über den Amazonaswald dagegen ist in den letzten Jahren im Zusammenhang mit den problematischen Eingriffen des Menschen schon sehr viel berichtet worden, so daß es hier berechtigt ist, etwas weniger ausführlich zu sein.

Und doch ist es gerade wegen dieser zahlreichen Diskussionen notwendig zu betonen, daß es den tropischen Regenwald und den Amazonaswald, wie oft zitiert wird, nicht gibt. Vielmehr gibt es eine Reihe verschiedener Typen, die unter den anstehenden Problemen sehr unterschiedlich zu beurteilen sind. In Artenkombination und Struktur voneinander abweichend zeigen sie in ihren biogeographischen und ökologischen Eigenschaften große Unterschiede.

Jedoch ist, wegen der großen methodischen Schwierigkeiten, die Unterteilung bei den Klimaxwäldern, nämlich den immergrünen Regenwäldern der Terra firme, noch sehr unbefriedigend. HUECK teilt diese Wälder in 13 Regionen ein, die aber ziemlich beliebig voneinander abgegrenzt sind. In der UNESCO-Karte sind nach der Humidität drei Einheiten unterschieden:

1. hyperhumider und
2. sehr humider tropischer Regenwald der Tieflagen,
3. tropischer immergrüner Saisonwald.

Die Form der Grenzziehung läßt erkennen, daß hier offenbar Niederschlags-Isohyeten der Abgrenzung zugrunde gelegt wurden. Eine das geologische Substrat und die Böden berücksichtigende Untergliederung des Amazonasbeckens legte FITTKAU (1971) mit seinen geochemischen Provinzen vor.

Es wird sicher großer Mühen bedürfen und noch eine ganze Weile dauern, bis man zu einer auch floristisch-soziologisch befriedigenden Gliederung dieser Wälder kommt. Vielleicht können die umfangreichen Erhebungen und Unterlagen des RADAM-Projektes hierbei etwas weiterhelfen. Offen bleibt aber dann immer noch die Abgrenzung der ausgeschiedenen Einheiten.

Physiognomisch ist der hoch über dem Überschwemmungsbereich gelegene Terra firme-Wald mit seiner reichen Schichtung, mit seinen Lianen und Epiphyten über große Gebiete sehr ähnlich. Er ist 30 bis 40 m hoch, wird aber von einzeln stehenden höheren Bäumen überragt, so daß das Kronendach sehr unregelmäßig wirkt (Abb. 10). Die Zahl der Pflanzenarten ist sehr hoch; als allerdings extremes Beispiel nennt KLINGE (1973) über 500 Baum- und Palmenarten auf einer Fläche von 2000 m^2.

Abb. 10: Der 30 bis 40 m hohe immergrüne tropische Regenwald der Terra firme wird von einzelnen höheren Bäumen überragt.

Abb. 11: *Victoria amazonica* im Várzeawald

Infolge des geringen Gefälles des Amazonas – Manaus liegt nur 45 m über dem Meere – und seiner Nebenflüsse werden ausgedehnte Gebiete von Hochwässern überschwemmt. Die am Amazonas verbreiteten Überschwemmungswälder bilden zusammen mit dem breiten Fluß eine Verbreitungsbarriere für viele Arten des Terra firme-Waldes. Man unterscheidet 2 Typen: an den Weißwasserflüssen mit lehmgelbem, trübem Wasser den Várzeawald, an den Schwarzwasserflüssen mit transparentem, braun gefärbtem Wasser den Igapówald. Der Várzeawald begleitet den Amazonas von der Mündung des Rio Madeira bis zum Meer und ist auch an seinen Nebenflüssen verbreitet, soweit es sich um Weißwasserflüsse handelt (Abb. 11). Er ist über das ganze Gebiet sehr gleichmäßig ausgebildet. Die Bestände erreichen wie der Terra firme-Wald Höhen über 40 m, sind aber nicht so reich an Baumarten wie dieser. Der Igapówald ist weniger üppig und niedriger. Igapówälder finden sich großflächig am Rio Negro, aber auch an vielen kleineren Flüssen und Bächen des Amazonasgebietes (Abb. 12).

In Zentralamazonien insbesondere im Rio Negro-Gebiet finden sich innerhalb der üppigen Wälder Inseln mit einem lichteren, wesentlich niedrigeren und offensichtlich ärmeren Wald, die amazonische Caatinga. Dieser immergrüne Wald hat nichts mit den laubabwerfenden Trockenwäldern der ostbrasilianischen Caatinga zu tun. Die amazonische Caatinga verdankt ihre Existenz ungünstigen Standortsverhältnissen, die durch völlig ausgewaschene weiße Sandböden und das ganze Jahr über lang anhaltende Nässe, aber auch zeitweilige Trockenheit charakterisiert sind. Diese Wälder erreichen nach Hueck (1966) Höhen von 7–8 m, über die vereinzelt noch höhere Bäume hinausragen. Andere Autoren (z. B. Klinge u. Herrera 1978) rechnen aber auch bis zu 30 m hohe Bestände noch zur amazonischen Caatinga.

An vielen Stellen der Hyläa sind z. T. ausgedehnte Flächen von Campos Cerrados und fast gehölzfreien Campos limpos vorhanden. Sie liegen vor allem am unteren Amazonas, am Xingu, am oberen

Abb. 12: Der Igapówald begleitet die Schwarzwasserflüsse und -bäche

Tapajos und am Madeira bei Porto Velho und Humaitá. Sie bilden eine Brücke zu den ähnlich gearteten Chaparrales in Venezuela und stellen Relikte eines früher ausgedehnteren Areals dar.

5. Schlußwort

Als Spix und Martius ihre Reise durchführten, trafen sie auf weiten Strecken noch eine unberührte Vegetation an, deren naturwissenschaftliche Erforschung noch nicht begonnen hatte. Die Wälder des Staates São Paulo waren damals, vor der Kaffeeanbauwelle, noch zum größten Teil kaum erschlossen. Sie sind inzwischen, wie wir gehört haben, fast ganz verschwunden. Heute, wo eine gründliche Erforschung des Amazonaswaldes noch aussteht, beobachten wir eine rasante Vernichtung dieser Wälder infolge der Erschließung des Amazonasbeckens. Wir stehen in einem Wettlauf der Kräfte, die den Wald ausbeuten und vernichten wollen, und anderen, die über ihn etwas wissen und ihn als wertvolles Gut der Menschheit erhalten wollen.

Literatur

EGLER, Walter Alberto 1951: Contribuição ao Estudo da Caatinga Pernambucana. – Revista Brasil. Geogr. **XIII**, Rio de Janeiro.

FERRI, Mario, G. 1955: Contribuição ao conhecimento da ecologia do Cerrado e da Caatinga. – São Paulo.

FITTKAU, E. J. 1971: Ökologische Gliederung des Amazonas-Gebietes auf geochemischer Grundlage. – Münster. Forsch. Geol. Paläont. **20/21.**

GENSER, H. & P. SEIBERT 1974: Bodenkundliche und vegetationskundliche Beobachtungen im Einzugsgebiet des Rio São Francisco als Grundlage für die Landnutzungsplanung. – Mskr. Freiburg und München.

GOODLAND, R. 1969: An ecological study of the cerrado vegetation of South Brazil. – McGill University, **224**, Montreal.

— — 1970: The Savanna controversy: Background Information on the Brazilian Cerrado Vegetation. – Savanna Res. Ser. **15**, McGill University, Montreal.

— — 1971: A physiognomic analysis of the cerrado vegetation of Central Brazil. – J. Ecol. **59.**

— — 1971: Oligotrofismo e aluminio no cerrado. 3. Simp. sobre o cerrado, Ed. da Univers. – São Paulo, São Paulo.

HUECK, K. 1966: Die Wälder Südamerikas. Ökologie, Zusammensetzung und wirtschaftliche Bedeutung. – Vegetationsmonographien Bd. **II**, Stuttgart.

— — & SEIBERT, P. 1981: Vegetationskarte von Südamerika. – Stuttgart – New York, 2. Aufl.

KLINGE, H. 1973: Struktur und Artenreichtum des zentralamazonischen Regenwaldes. – Amazoniana **IV**, Kiel.

— — & HERRERA, R. 1978: Biomass studies in Amazon Caatinga forest in southern Venezuela. 1. Standing grop of composite root mass in selected stands. – Tropical ecology, Vol. **19**, Bad Godesberg.

LÜTZELBURG, Ph. v. 1922–1923: Estudo Botánico do Nordeste. – Insp. Fed. Obras contra Secas. 3 Bände. Rio de Janeiro.

RAWITSCHER, F. K. 1948: The Water Economy of the Vegetation of the Campos in Southern Brazil. – Journ. of Ecology **36.**

SCHMIHÜSEN, J. 1976: Atlas zur Biogeographie. – Mannheim, Wien, Zürich.

SEIBERT, P. et al. 1975: Plano de manejo de P. E. de Campos do Jordão. – Bol. Técn. **19**, São Paulo.

SOCZAVA, V. B. 1964: Vegetation. – In: Physical-Geographie Atlas of the World. – Moscow.

UNESCO 1980: Carte de la Végégation d' Amérique du Sud. – Toulouse.

Anschrift des Autors:
Prof. Dr. P. Seibert, Lehreinheit Vegetationskunde,
Forstwissenschaftliche Fakultät der Universität München,
Schellingstraße 14, 8000 München 40

SPIXIANA	Supplement 9	81–86	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Zum deutschen Beitrag in der Geschichte der Botanik Brasiliens

Von **Sieghard Winkler**

Abteilung Spezielle Botanik der Universität Ulm

Südamerika – seit seiner Entdeckung immer von Naturwissenschaftlern im Blickpunkt der Forschung, weist wahrhaft eine faszinierende Geschichte wissenschaftlicher Forschung auf. Es gibt wohl keinen bedeutenden Gelehrten, der sich nicht mit diesem Kontinent beschäftigt hätte. Am Beispiel von Brasilien soll der deutsche Beitrag in der Geschichte in groben Zügen angerissen werden, wobei zwei Gesichtspunkte gleich vorab anzusprechen sind.

Wenn über den deutschen Beitrag gesprochen wird, dann ist dies nur ein Teil, denn Forscher anderer Länder haben ebenso wichtige Ergebnisse gebracht. Zum anderen wird gerade an den Naturwissenschaftlern, die Beiträge für die wissenschaftliche Erforschung von Brasilien erbracht haben, deutlich, daß keiner sich nur mit Botanik und nur mit Zoologie oder Geologie betätigte, sondern angeregt durch die vielfältige Problematik, der immer aufs Neue offene Fragen bietenden Natur, auch ganz andere, fachübergreifende Untersuchungen der naturwissenschaftlichen Palette aufgriff.

Um am Beispiel von Brasilien zu bleiben, kann man von heutiger Sicht die Geschichte der Botanik in fünf Abschnitte einteilen. Diese Abschnitte gehen gleitend ineinander über, sind aber jeweils recht klar durch markante Einzelpersönlichkeiten charakterisiert.

1. Erschließung

Als erste Phase können wir vielleicht die der Erschließung abgrenzen. Die wohl ersten botanischen Angaben kommen von Hans Staden, dessen abenteuerliche Berichte 1557 in Marburg erschienen. Neben der Baumwolle, dem Pfeffer, der Süßkartoffel und dem Maniok beschreibt er bereits *Genipa americana,* den Genipapo-Baum, dessen Früchte eßbar sind und dessen Saft die Tupinamba zum Bemalen ihrer Körper verwendeten.

Neben Hans Staden spielt die wichtigste Persönlichkeit dieser ersten Epoche, Georg Markgraf, eine bedeutende Rolle durch seine wissenschaftlichen Beiträge. Markgraf wurde 1610 in Liebstadt im Osterzgebirge, eine der kleinsten Städte in Sachsen, geboren.

Sein Wissensdurst brachte ihn nach dem Besuch verschiedener deutscher Universitäten schließlich nach Leiden. Seine Studien galten den Naturwissenschaften, der Mathematik, Medizin und der Astronomie. Hier in Leiden war es, wo er mit dem deutschen Reichsgraf und späteren Fürst Johann Moritz von Nassau Siegenburg in Kontakt kam, der 1637 als oberster Befehlshaber aller Land- und Seestreitkräfte nach Pernambuco in Nordostbrasilien berufen wurde, wo die Holländer von 1630 bis 1654 ein Kolonialreich besaßen, als Portugal und Spanien in Personalunion standen.

Moritz von Nassau war ein genialer Staatsmann, der aus Olinda, Recife, die modernste und schönste Stadt zu ihrer Zeit in Amerika machte. Vor allem ließ er einen Stab von Künstlern und Wissenschaftlern nach Brasilien kommen, die bei der Erschließung und beim Aufbau des Landes in materieller und geistiger Hinsicht helfen sollten. Unter diesen kam Markgraf 1638 nach Recife.

Er wurde, nachdem ihm von Europa ein Observatorium zur Verfügung stand, zunächst berühmt durch eine Beschreibung des südlichen Sternenhimmels sowie der Sonnenfinsternis vom Jahre 1640.

Markgraf war viel unterwegs mit dem Leibarzt von Moritz von Nassau, mit Wilhelm Pies, ebenfalls deutschstämmig, der meist Piso genannt wurde. Markgraf war nicht nur ein geschickter Beobachter, Beschreiber und Einordner der von ihm entdeckten pflanzlichen und tierischen Lebewesen, sondern auch ein hervorragender Zeichner. Die meisten Illustrationen in seinen Veröffentlichungen entstammen seiner Hand.

Er starb bereits 1644 in Angola am Tropenfieber. Seine Forschungsergebnisse wurden in dem 12-bändigen Werk von Markgraf und Piso „Historia naturalis Brasiliae" in Leiden veröffentlicht. Markgraf ist damit der erste bedeutende Naturforscher in Brasilien. Es ist bedauerlich, daß seine Forschungsergebnisse nur zum Teil der Nachwelt bekannt geworden sind, da sie in einer Geheimschrift aufgezeichnet waren, deren Entzifferung nur bruchstückhaft gelang.

Der Name von Markgraf wurde in der eigentümlichen und blüten-biologisch so interessanten Familie der Marcgraviaceae mit der Gattung *Marcgravia* von Linné in Erinnerung gehalten.

Diese erste Periode ist von etwa 1558 bis 1800 zu umgrenzen.

2. Expeditionen

In dem daran anschließenden Zeitraum von 1800 bis 1900 kamen eine Reihe von Expeditionen nach Brasilien.

Genannt seien nur einige große Expeditionen, welche der Materialsammlung dienten, die im Prinzip bis heute noch nicht abgeschlossen ist.

Als ersten möchte ich Georg Heinrich Freiherr von Langsdorff anführen, der 1774 in Wöllstein, Rheinhessen geboren wurde und mit 23 Jahren in Göttingen sein medizinisches Doktorexamen ablegte.

Er nahm 1803–1805 an der russischen Weltumsegelung unter Adam Johann von Krusenstern teil und wurde dann in Petersburg seßhaft. 1812 war ihm die Stellung eines Generalkonsuls in Brasilien übertragen worden. Neben der diplomatischen Vertretung Rußlands nahm er vor allem die Aufgabe eines Naturforschers in Brasilien wahr.

Da er gute Lokalkenntnisse von möglichen Expeditionswegen besaß, wurde er zum Gewährsmann für alle europäischen Naturforscher, die nach Brasilien kamen, unter anderem auch für Spix und Martius.

Eine großangelegte Expedition ins Innere von Brasilien begann er im September 1825 in Begleitung des Botanikers Ludwig Riedel und des Zoologen Christian Friedrich Hasse. Die Expedition startete in São Paulo und erreichte Cuiaba im Mato Grosso, wo man sich in verschiedene Gruppen aufteilen wollte, um als nächstes Forschungsziel Manaus zu erreichen. Eine bei Langsdorff plötzlich ausbrechende Malaria und Geisteskrankheit, in deren Folge er das Gedächtnis verlor, brachten die Expedition vorzeitig im Herbst 1828 zum Abschluß.

Die vielen Sammlungen und Aufzeichnungen von Langsdorff sind zwar heute weitgehend gesichtet, die Auswertung steht allerdings immer noch im Anfangsstadium. Sein Wirken für die Botanik wird durch die Gattung *Langsdorffia* aus der Schmarotzerfamilie der Balanophoraceae in Erinnerung gehalten.

Aber auch an Expeditionen anderer Länder nahmen deutsche Wissenschaftler teil, wie z. B. im Jahr 1815 Adalbert von Chamisso, der Entdecker des Generationswechsels bei den Salpen. Er bemühte sich um die Teilnahme an der Reise des Prinzen Maximilian zu Wied; da die Reisegesellschaft aber schon zusammengestellt war, schloß er sich der Romanzoffschen Weltumsegelung unter Otto von Kotzebue auf der „Rurik" an. Im Dezember betrat Chamisso erstmals die Ilha da Santa Catarina. Sein kurzer Aufenthalt schlug sich in seinem Werk „Spicilegium plantarum praesertim Brasiliensium" nieder.

Berühmt wurde die Beschreibung der Reiseergebnisse des Prinzen Maximilian Alexander zu Wied-Neuwied, der sich neben der Pflanzenwelt besonders für Vögel und Säuger interessierte. Seine Reise vom August 1815 bis Mai 1817 führte er zusammen mit dem mehr botanisch ausgerichteten Sel-

LOW und dem mehr zoologisch interessierten FREYREISS von Rio nach Bahia durch. Seine Eindrücke sind niedergelegt in: „Reise nach Brasilien in den Jahren 1815–1817, Abbildungen zur Naturgeschichte Brasiliens oder Beitrag zur Flora Brasiliens". Wie geschätzt seine Darstellungen waren, mag durch ein Goethe-Zitat belegt werden, in dem es heißt: „In ferne Regionen versetzen uns die Zeichnungen zu des Prinzen von Neuwied Durchlaucht brasilianischer Reise. Das Wundersame scheint mit der künstlerischen Darstellung zu wetteifern."

Die wichtigste Persönlichkeit für die Botanik dieser Epoche ist zweifelsohne Carl Friedrich Philipp von MARTIUS, der 1794 in Erlangen geboren wurde. Nach einem Medizinstudium in Erlangen wurde er dort mit 20 Jahren zum Dr. med. promoviert. Nach seiner Aufnahme in die bayerische Akademie der Wissenschaften war er mit der Unterstützung der Leitung des botanischen Gartens in München beauftragt. Anläßlich der Vermählung der österreichischen Erzherzogin LEOPOLDINA mit DOM PEDRO I. wurde er neben Johann Baptist von SPIX ausersehen, auf einer der beiden Hochzeitsfregatten mitzufahren.

Über die Tätigkeiten in Brasilien ist eine Bemerkung von dem späteren Martiusbiographen EICHLER hervorzuheben, die sich auf die Reisebeschreibung von SPIX und MARTIUS bezieht: „Dieses Werk ist anerkanntermaßen für die Kenntnisse Brasiliens von derselben Bedeutung gewesen, wie HUMBOLDT's Schriften für die übrigen Länder des tropischen Amerikas." Sein bedeutendstes Werk ist sicher seine „Historia naturalis Palmarum", die zwischen 1823 und 1850 in insgesamt drei Bänden im Imperialfolio-Format erschien.

Nicht nur für Brasilien, sondern für das gesamte tropische Amerika ist die „Flora Brasiliensis" von grundlegender Bedeutung. Zur Bearbeitung dieses Werkes gelang es ihm, eine große Zahl von Mitarbeitern internationalen Ranges zu gewinnen. Es ist wohl die größte Flora der Weltliteratur mit 22767 Arten, die größtenteils abgebildet sind.

Aber nicht nur als Wissenschaftler, sondern auch als akademischer Lehrer war von MARTIUS geschätzt. Der Morphologe Alexander von BRAUN beschreibt ihn als „kleines dürres Männlein, dem man ansieht, daß er in Brasilien gewesen ist und allerlei Strapazen erlitten hat... zweimal wöchentlich liest MARTIUS über seine Reise nach Brasilien. Die Vorlesungen sind überaus stark besucht und selbst die größten Hörsäle zuweilen noch zu klein..." Durch seine ausgezeichneten Darstellungen zog er eine Reihe von bedeutenden Schülern an sich wie Karl SCHIMPER, Alexander von BRAUN, aber auch Hugo von MOHL oder EICHLER.

Doch wäre die Periode der großen Expeditionen nicht vollständig, ohne noch einige weitere zu nennen. Die Reise von ADALBERT, Prinz zu Preussen, 1842/43 von der Amazonasmündung bis zum Xingu war letztlich von Alexander von HUMBOLDT angeregt. Die Gelegenheit zu dieser Reise bot sich durch die Überreichung des Schwarzen-Adler-Ordens an den Kaiser DOM PEDRO II. Das Reisewerk ist in Form eines Privatdruckes erschienen, das noch heute als geographische, biologische und ethnologische Quelle einen hohen Wert besitzt. In diesem Zusammenhang ein Zitat von HASE, welcher die Reisewerke des Prinzen zu WIED und des von Preußen recht charakteristisch würdigt: „Besonders hervorzuheben ist die Bescheidenheit und Sachlichkeit, mit der beide ihre Ergebnisse vortragen. In dieser Hinsicht stehen die Berichte beider Prinzen turmhoch über den Reisetagebüchern moderner Prinzen."

Als letzte der großen Expeditionen sei die von THERESE von BAYERN erwähnt, der Tochter von König Luitpold und Augusta, Prinzessin der Toskana und Schwester des letzten Bayernkönigs, Ludwig III. Nach ihrer höfischen Ausbildung studierte sie Naturgeschichte und unternahm ausgedehnte Forschungsreisen. Die Universität München verlieh ihr aufgrund ihrer Verdienste den Dr. phil.

Für die Botanik in Brasilien sind ihre Sammlungen von Bedeutung. Sie hielt sich 1888 etwa vier Monate in den Gebieten von Para, Manaus, Santarem, Pernambuco und Bahia auf. Sie entdeckte beispielsweise auch den Käfer, der die *Victoria amazonica* bestäubt.

3. Deutsche Einwanderung

Die dritte Periode ist gekennzeichnet durch die deutschen Einwanderer, die zunächst stimulierend auf die Forschung wirkten, die aber dann Beiträge im Lande selbst erbrachten. Durch Schaffung fester Institutionen konnte sich die Botanik wie auch die anderen Naturwissenschaften zusätzlich sehr rasch in der Lehre ausbreiten.

Als die überragende Persönlichkeit dieser Zeit ist Friedrich Johann Theodor MÜLLER zu nennen, der sein naturwissenschaftliches Studium 1844 mit seiner Dissertation über die Blutegel abschloß.

Er verließ, durch die Schriften von Dr. BLUMENAU angeregt, 1852 mit 2000 Schweizern den alten Kontinent und wirkte anfänglich als Kolonist und Arzt in Santa Catarina.

Er behielt stets Kontakt mit den führenden Wissenschaftlern seiner Zeit, so durch einen engen Briefwechsel zu Ernst HAECKEL und Charles DARWIN. Wie hoch man seine Leistungen einschätzte, beweist sein Beiname „König der Beobachtung". Von ihm liegen 150 zoologische, 83 botanische und 16 Arbeiten allgemein-biologischen Inhaltes vor. 1874 wurde ihm bei der 400-Jahrfeier der Universität Tübingen der Doctor scientia naturalis honoris causa verliehen – eine Anerkennung seiner intensiven und breiten Forschertätigkeit.

Auch Besucher aus Europa, wie SCHENCK, den späteren Lianenbearbeiter, A. F. W. SCHIMPER, den Pflanzengeographen oder MÖLLER, mit seiner Schilderung der brasilianischen Pilzblumen, regte er immer aufs Neue durch seinen sprühenden Geist an.

Fritz MÜLLER war einer derjenigen, der mit seinen Forschungen im Lande selbst blieb, zu einer Zeit, als die ersten botanischen Museen in Rio und São Paulo bereits gegründet waren.

Vor allem für das Museu Nacional von Rio waren eine ganze Reihe von Naturalistas viajandes – von reisenden Naturwissenschaftlern tätig, zu denen auch Fritz MÜLLER gehörte, aber auch eine ganze Reihe anderer deutscher Wissenschaftler wie Carl August Wilhelm SCHWACKE, Ernst UHLE oder Hermann von IHERING.

Hermann von IHERING kam 1880 nach Rio Grande do Sul und obwohl von Haus aus Zoologe, schrieb er eine ganze Reihe von botanischen Abhandlungen wie „Zur Kenntnis der Vegetation der südbrasilianischen Subregion" oder „As arvores do Rio Grande do Sul".

Ab 1894 war er Direktor des Museu Paulista und wirkte bei den ersten Anfängen der späteren biologischen Station Alto da Serra mit.

Sein Name wird heute durch die Zeitschrift „Iheringia" in Erinnerung gehalten, die eine botanische und eine zoologische Sektion umfaßt.

4. Universitätsgründungen

Eine vierte Periode in der Geschichte der Botanik Brasiliens ab 1900 ist durch eine große Zahl von Universitätsgründungen gekennzeichnet. Dadurch ist eine starke Erweiterung wissenschaftlicher Fragestellungen in Lehre und Forschung zu beobachten, wobei neben der Pflege der klassischen Untersuchungen die Grundlagen für die heutigen experimentellen Problemstellungen gelegt wurden. Es sind in erster Linie deutschstämmige Brasilianer, die hier unter dem deutschen Beitrag verstanden werden.

Aus der Vielzahl von Namen wie HOEHNE, KUHLMANN, von LUETZELBURG, BRADE, RAWITSCHER, HUECK und SCHULTZ sollen stellvertretend nur zwei herausgegriffen werden.

Carlos Frederico HOEHNE entstammte einer Kolonie DOM PEDRO's II., nahe bei Juiz de Fora in Minas Gerais. Trotzdem er keine akademische Ausbildung genoß und wie viele seiner damaligen Zeitgenossen Autodidakt war, begann er mit 27 Jahren seine Karriere als Chefgärtner des Museu Nacional in Rio. Als erste seiner größeren Forschungsreisen schloß er sich der Erschließung einer Telegraphenlinie ins Mato Grosso an. In dieses Gebiet führten ihn insgesamt 12 Reisen, auf denen er rund 12000 Exsikkaten sammelte. Er war aber auch im Süden, in Rio Grande do Sul tätig. Auf Grund seiner reichen

Sammlungen konnte er mehr als 400 neue Arten beschreiben und die Zahl seiner Publikationen übersteigt 500.

1929 wurde er wegen seiner Verdienste von der Universität Göttingen durch die Verleihung der Würde eines Ehrendoktors geehrt.

Sein wichtigstes Werk war die Fortsetzung der „Flora Brasiliensis" bzw. eine Neufassung, die er als „Flora Brasilica" herausgab. Das Schwergewicht seiner Untersuchungen lag bei der Untersuchung der Orchideen und spiegelte sich in der so schönen „Iconographia de Orchidaceas do Brasil" wieder.

Hoehne war es möglich, durch seine Stellung als Direktor des botanischen Instituts von São Paulo wie auch als Leiter der ökologischen Station Alto da Serra eine ganze Reihe von Schülern auszubilden und Mitarbeiter zu begeistern.

Alarich Rudolf Holger Schultz wurde in Porto Alegre 1912 geboren. 1936 wurde er an der Universität Marburg promoviert. Ab 1937 war er Lehrstuhlinhaber an der Bundesuniversität von Rio Grande do Sul in Porto Alegre. Er war es, der auf der einen Seite auf die immer noch notwendige systematische Erforschung Brasiliens hinwies, was sich in seinem in vier Auflagen erschienen Buch der „Botanica sistematica" andeutet, der auf der anderen Seite aber weitblickend die Entwicklung der Einzeldisziplinen wie Physiologie, Morphologie, Anatomie und vor allem Ökologie förderte, um konsequent einen direkten Anschluß an den internationalen Standard botanischer Forschung zu gewinnen.

5. Internationale Zusammenarbeit

Damit sind wir in einer letzten Periode angelangt, die ab den 50er Jahren sehr deutlich wird. Diese ist dadurch ausgewiesen, daß eine internationale Zusammenarbeit eingesetzt hat, nicht zuletzt bedingt durch die Aufsplitterung in viele Einzeldisziplinen innerhalb der Botanik. Und auch hier ist die enge Zusammenarbeit von deutschen und brasilianischen, deutschstämmigen Kollegen wiederum hervorzuheben, wie die Tätigkeiten des Max-Planck-Institutes von Plön in Manaus, die Universitätspartnerschaften von Freiburg mit Curitiba oder Saarbrücken mit Porto Alegre, um nur einige wenige zu nennen.

Diese letzte Phase in der Geschichte der Botanik Brasiliens steht vor allem unter dem Zeitdruck, so rasch wie möglich weiterführende Erkenntnisse zu gewinnen, bevor nicht nur eventuell das riesige Ökosystem Amazoniens, sondern auch viele andere wichtige Arten durch Zerstörung verschwunden sind.

Und vor diesem Hintergrund zeichnet sich sehr deutlich die Leistung von Spix und Martius ab, die ganz unzweifelhaft einen der wesentlichsten Beiträge nicht nur für die Biologie, sondern für die gesamten Naturwissenschaften in Brasilien geleistet haben.

6. Literatur

Azevedo, F. de, 1956: As Ciencias no Brasil. – Vol. **II**, São Paulo.

Eichler, A. W., 1869: Carl Friedrich Philipp von Martius. – Flora **52**

Ferri, M. G., 1956: A Botanica. – In: As Ciencias no Brasil. F. de Azevedo, Vol. **II**, São Paulo.

Fouquet, Carlos, 1977: Der deutsche Einwanderer und seine Nachkommen in Brasilien. – Verleger: Instituto Hans Staden, S. Paulo, u. Federacão dos Centros Culturais «25 de Julho», São Leopoldo.

Hase, Albrecht, 1934: Beiträge zur Geschichte der deutschen biologischen Forschung in Ibero-Amerika seit Alexander von Humboldts Reisen bis 1916. – In: „Ibero-Amerik. Archiv", Jg. **VIII**, (1).

Lützelburg, P. von, 1922–23: Estudo Botanico do Nordeste Brasil. – Brasil IFOCS, Publ. **57**, 3 Vol. Rio de Janeiro.

Mägdefrau, K., 1966: Leben und Werk des Botanikers Carl Friedrich Philipp von Martius (1794–1868). – In: Spix und Martius, Reise in Brasilien. Neudruck Stuttgart.

— — 1973: Geschichte der Botanik. – Stuttgart.

OBERACKER, Karl.-H. Jr., 1978: Der deutsche Beitrag zum Aufbau der brasilianischen Nation. – Verleger: Federacão dos Centros Culturais „25 de Julho".

SCHULTZ, A., 1974: Influencia germanica na Historia do Rio Grande do Sul. Apresentado ao II° Encontro de Assuntos Teuto-Brasileiros. Sesquicentenario da Colonizacão Alema. – Porto Alegre.

WINKLER, S., 1978: Contribuicão de Cientistas Alemaes para a Botanica no Brasil. – In: DAAD, Beiträge zu den brasilianisch-deutschen Beziehungen, P. 235–292. DAAD-Forum 10.

Anschrift des Autors:
Prof. Dr. Sieghard Winkler, Universität Ulm,
Abteilung Spezielle Botanik,
Oberer Eselsberg, 7900 Ulm

SPIXIANA	Supplement 9	87–101	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Wälder und Waldökosysteme Amazoniens*)

Von **Hans Klinge**

Arbeitsgruppe Tropenökologie, Max-Planck-Institut für Limnologie, Plön/Holstein

Abstract

The present review of literature on the Amazon forests has shown that the tierra firme forests are better known regarding their vegetation and flora than the forests of the inundation area. Important aspects, among them autecology, population dynamics and production biology of the plant species involved remain to be studied in both forest formations.

An attempt was made to study the tierra firme forest of the Manaus area as an ecosystem. From the results obtained the hypothesis was derived that this particular ecosystem functions as a filter for nutrients provided by the rain. Specific and comprehensive research on forest ecosystems of the tierra firme in southern Venezuela have confirmed the existence of such filter functions. Simultaneously, numerous characteristics of those ecosystems were observed which show that the forest ecosystems are well adapted to the general oligotrophy to which they are exposed.

The forest area studied in southern Venezuela measures less than 50 ha. It is equivalent to an extremely small fraction of the total area of Amazonian tierra firme forests. Although a great proportion of the Amazonian tierra firme is perhaps not so extremely oligotrophic like the small portion studied in Venezuela, chemical water analyses indicate the predominance of oligotrophic conditions in the Amazon. Soil surveys confirm this. Therefore, the results obtained in the study of forest ecosystems in Venezuela can be applied to the oligotrophic portion of the Amazon.

We should be aware of our ignorance on the extent, structure and functioning of forest ecosystems in the less oligotrophic and eutrophic portions of the Amazon. It is urgent to bridge these gaps and to conduct ecosystem research in other vegetation like the inundation forests and savanna.

Einleitung

Immergrüner tropischer Regenwald bedeckt eine Fläche von 7,65 Mio km^2 (UNESCO 1978, S. 22). Sein bei weitem größtes Areal liegt in Amazonien (Richards 1957, Fig. 2, Hueck & Seibert 1972, Rittershofer 1981, Speidel 1981).

Die Regenwaldfläche Amazoniens – wie auch die anderer Tropengebiete – schrumpfte in den letzten Jahren erheblich infolge von Holzeinschlag, Anlage von Agrarflächen und Straßenbau (Richards 1977, Myers 1980, Steinlein 1981, Kohlhepp 1983). Hält die gegenwärtige Waldvernichtung weiter an, wird am Ende des Jahrhunderts der tropische Regenwald nahezu völlig verschwunden sein (GLOBAL 2000 1980, Myers 1980). Dadurch entsteht u. a. ein Verlust unzähliger Tier- und Pflanzenarten (darunter auch potentielle Nutz- wie Medizinalpflanzen, s. Schultes 1979) sowie an dem Rohstoff Holz (Brünig 1980, Schreiber 1981), was zu einer weltweiten Änderung des Evolutionsablaufes und zu weiterem menschlichen Elend führt; vor allem aber wird dadurch unmöglich, Erkenntnisse über den Wald zu er-

*) Aus der Zusammenarbeit der Abteilung Tropenökologie, Max-Planck-Institut für Limnologie, mit dem Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia (I. N. P. A.), Manaus, Amazonas, Brasilien

langen, die zu einer Minderung der negativen Folgen seiner Vernichtung hätten beitragen können (GLOBAL 2000 1980, NAT. RES. COUNC. 1980).

Eine weitere, viel diskutierte Folge der Waldvernichtung ist die Störung des Weltkohlenstoffhaushaltes durch verstärkte CO_2-Abgabe an die Atmosphäre infolge Verbrennens und Vermoderns der abgeschlagenen Pflanzenmasse des Regenwaldes (Bolin et al. 1979, Brünig 1980, GLOBAL 2000 1980, Stein 1981, UNESCO 1981 a), die negative Rückwirkungen auf Klima und Wasserhaushalt nicht nur der an Wald verarmten Tropenregionen (für Amazonien s. Sternberg 1968, Sioli 1980 a, b), sondern auch der Erde insgesamt erwarten läßt. Dabei bedeutet großflächige Entwaldung in Amazonien an sich bereits einen unmittelbaren Eingriff in das amazonische Niederschlagsregime (Fränzle 1976), weil die Hälfte des Gebietsniederschlages aus der Evapotranspiration seiner Walddecke stammt (Salati et al. 1978).

Andererseits ist abzusehen, daß trotz Schaffung neuer Agrarflächen auf ehemaligem Waldboden die beängstigend weiterwachsende menschliche Bevölkerung dennoch nicht ausreichend mit Nahrungsmitteln wird versorgt werden können, was zusätzliche gesellschaftliche und politische Probleme zu den schon vorhandenen schafft. Denn auf lange Sicht leistungsfähige agrarische Produktionssysteme für die zumeist armen Böden der feuchten Tropen (Weischet 1977, 1981) wurden bisher nicht entwikkelt, und die traditionelle Bodennutzung der Tropen (Waldbrandwirtschaft, Andreae 1965, UNESCO 1970, S. 33, 1978, S. 467ff.) – lange Zeit als primitiv verachtet – versorgt als System der Subsistenzwirtschaft ohnedies nur die, die sie betreiben.

So lange Ökosysteme nicht als die Einheiten der Biosphäre erkannt waren (Evans 1956, UNESCO 1970, S. 28, 207, 211/12), durch deren Studium Funktionieren und Produktivität der Biosphäre erschließbar werden (Lieth & Whittaker 1975), wurde die Produktionskapazität der feuchten Tropen völlig überschätzt (Weischet 1977). Erst mit dem Heranreifen der Erkenntnis, daß die meisten Ökosysteme der humid-tropischen Waldregion – bei sonst günstigen Lebensbedingungen – auf Böden geringer Fruchtbarkeit entwickelt und fragil sind (Farnworth & Golley 1974), wurde einsichtig, daß für diese Bedingungen besondere Nutzungssysteme benötigt werden. Solche werden seit kurzem entworfen und erprobt (Agroforstwirtschaft, Mongi & Huxley 1979, Heuveldop 1980 a). Ein erfolgversprechendes Beispiel aus dem ekuadorianischen Amazonasgebiet wurde von Bishop (1978, 1980) vorgestellt. Ein deutlicher Hinweis auf die Fragwürdigkeit der Bodennutzung in Amazonien in Großplantagen wurde durch das Scheitern des sog. Jari-Projektes (Palmer 1977, Greaves 1979, Goodland 1980, McIntire 1977, 1980, Irion 1981) gegeben, das wegen Unrentabilität vom reichen Besitzer abgestoßen wurde (Time, 25. Januar 1980, S. 49).

Daß die Kenntnis von Strukturen und Funktionsweisen tropischer Regenwaldökosysteme derzeit noch immer außerordentlich gering ist (UNESCO 1978, S. 13), haben Brünig & Klinge (1975) für die südamerikanischen Tropen gezeigt. Diese Situation hat sich seither nicht prinzipiell verändert, was daraus hervorgeht, daß der Verfasser eines Standardwerkes über die asiatischen Regenwälder (Whitmore 1975) ein Forschungsvorhaben in den USA als beispielhaft für tropische Waldökosystemforschung empfiehlt (Whitmore 1981) – offensichtlich mangels einer derartigen Studie in den Tropen selbst! Prächtige Bildbände (Sterling 1974, Fisher 1979, Baumann-Patzelt 1980, Ayensu 1981) sowie auch der für den Fachmann schier unüberschaubare Umfang der Literatur über tropische Regenwälder erwecken allerdings nur zu leicht den Eindruck weit fortgeschrittener Kenntnis über diese Waldformation und ihre Ökosysteme.

Die bestehenden Wissenslücken können nur geschlossen werden, wenn Forschungen über Ökosysteme des tropischen Regenwaldes schnell und nachhaltig verstärkt angestellt werden, so lange es noch geeignete Waldgebiete gibt (Jordan & Medina 1977, Prance 1977 a, Sioli 1977, UNESCO 1978, S. 56, NAT. RES. COUNC. 1980). In solcher Absicht hat die UNESCO ihr Forschungsprogramm „Der Mensch und die Biosphäre" (MAB) geschaffen (Bastisse 1980, Di Castri et al. 1981, UNESCO 1981 b), in dem das Studium tropischer Waldökosysteme Priorität besitzt. Die in den ersten 10 Jahren des MAB-Programmes im Bereich der Regenwaldforschung erzielten Ergebnisse wurden von Golley (1981) analysiert. Golley betont, daß die Regenwaldökosysteme auf einem Nährstoffgradienten ange-

ordnet sind (JORDAN & HERRERA 1981), der von „arm" bis „reich" verläuft, und daß wir derzeit über „arme" Vertreter besser unterrichtet sind als über „reiche".

Vergleicht man die Ausführungen über den neotropischen Regenwald bei RICHARDS (1957), HUECK (1966), UNESCO (1978) und GOODLAND & IRWIN (1975), so wird der Zuwachs an Kenntnissen über die südamerikanischen Regenwälder, d. h. die Hyläa ALEXANDER VON HUMBOLDT's (1916), ersichtlich. Dieser Zuwachs ist allerdings vor allem in dem Themenbereich Struktur und Floristik zu verzeichnen.

Die Mannigfaltigkeit der Wälder Amazoniens

Unsere heutige Kenntnis der Ökosysteme Amazoniens einschließlich der Wälder beruht auf einem sehr weitmaschigen Netz von Untersuchungsstellen, an denen mit stark unterschiedlicher Intensität gearbeitet wurde und wird. Fast nie wurde ein Ökosystem umfassend untersucht. Von einer fundierten, flächendeckenden Kenntnis amazonischer Ökosysteme bzw. der Ökologie Amazoniens sind wir somit noch weit entfernt (KLINGE, im Druck).

Dennoch können bereits gewisse Generalisierungen über ökologische Aspekte, speziell der Gewässer Amazoniens gemacht werden. So ist das Waldland Amazonien nicht eine einheitliche „grüne Hölle" (GOODLAND & IRWIN 1975). Seine Ökosysteme sind vielmehr u. a. nach Klima, Topographie, Hydrologie und Böden stark differenziert. Dies spiegelt sich im phytogeographischen Bild des Waldlands (DUCKE & BLACK 1953, HUECK 1956, 1966, RIZZINI 1963, WEBER 1969, PRANCE 1977b, 1978).

Nach den hydrologischen Bedingungen werden im Tiefland allgemein zwei Gruppen von Waldtypen unterschieden: solche des Überschwemmungsgebietes und solche der nicht überschwemmbaren t(i)erra firme*) (PIRES 1973, 1974, PRANCE 1978, 1979, STERNBERG 1975, PALMER 1977, KLINGE et al. 1981). Die Unterscheidung von Landesteilen nach „überschwemmbar" und „nicht überschwemmbar" ist – so wesentlich sie auch ökologisch ist – völlig unzureichend, um allein als verläßliche Grundlage einer Entwicklungsplanung für den Großraum Amazonien dienen zu können, stellte mit Nachdruck der Sozialanthropologe MORAN (1981) in seiner Studie über die sozialen und ökologischen Konsequenzen der jüngsten Entwicklungspolitik für das brasilianische Amazonasgebiet fest.

1. Wälder der Überschwemmungsgebiete entlang der Flüsse

Amazonische Überschwemmungswälder werden von der ansässigen Bevölkerung seit langem nach der Qualität des Flußwassers unterschieden (AUBRÉVILLE 1951, SIOLI 1964, 1965, 1968a, JUNK 1975, STERNBERG 1975). Várzea-Wälder kommen im Bereich des Einflusses von Flüssen mit trübstoffreichem Wasser vor, Igapó-Wälder stocken längs der Flüsse mit trübstoffarmem, wenn auch oft humosem Wasser (Klar- bzw. Schwarzwasser, SIOLI 1965, KLINGE 1966, 1967). Limnologen haben die Wasserqualität in chemischer Hinsicht definiert und dabei zugleich auch die Heterogenität Amazoniens an Hand der Gewässer belegt (SIOLI 1964, 1965, 1968a, GIBBS 1967, 1970, 1972, FURCH 1976, in Vorb., FURCH & KLINGE 1978, FURCH et al., im Druck, STALLARD 1980). Erst kürzlich aber wurden wissenschaftliche Definitionen für die beiden Grundtypen der Überschwemmungswälder geliefert (IRMLER 1977, 1978a, PRANCE 1979, 1980).

Vegetation und Flora der Überschwemmungswälder können als wenig untersucht gelten (PIRES & KOURY 1959, RODRIGUES 1961, TAKEUCHI 1962, KEEL & PRANCE 1979, REVILLA, 1981). Da von den allgemeinen Strukturen und Funktionen der entsprechenden Ökosysteme so gut wie nichts bekannt war, werden seit 1980 ökologische Studien über eine Várzea-Insel einschließlich ihres Waldes von der Abteilung Tropenökologie des Plöner Institutes in Zusammenarbeit mit dem Brasilianischen Amazonasforschungsinstitut I.N.P.A. in Manaus betrieben (MPG 1981).

---

*) Im Spanischen tierra firme, im Portugiesischen terra firme

Überschwemmungsgebiete Amazoniens und der Tropen überhaupt wurden von der Wissenschaft stark vernachlässigt (Junk 1981), obgleich sie für den Biologen und Ökologen ein hochinteressantes Arbeitsgebiet darstellen und die Várzea infolge der regelmäßigen Überschwemmung mit relativ nährstoffreichem Wasser zudem hoch produktiv ist (Camargo 1958, Sioli 1968 b, Junk 1970, 1981, Klinge et al. 1981).

Ansätze zu einer Analyse der Überschwemmungswaldökosysteme wurden gemacht mit der Bestimmung des Streufalles (Adis, 1981, Adis et al. 1979) sowie mit Untersuchungen zum Streuabbau (Irmler & Furch 1979, 1980). Es liegen auch bereits Modellvorstellungen der Ökosysteme Várzea- und Igapó-Wald vor (Irmler 1979) sowie auch eine Stickstoffbilanz des Igapó-Waldes (Irmler, im Druck). Stellenweise wurde die Evertebratenfauna recht intensiv untersucht (Irmler 1975, 1976, 1978 b, 1978 c, 1981, Beck 1976, Junk 1973, 1976, Adis 1977, im Druck b).

Die während der Hochwasserzeit z. T. kahlstehenden Várzea-Wälder wie auch die immergrünen Igapó-Wälder dürften eine Reihe individueller Waldtypen umfassen, die durch verschiedene Stadien der Sukzessionsabfolge vertreten sind. Für die gegenseitige Abgrenzung dieser Typen dürfte die mittlere Erwartung von Dauer und Höhe der Überschwemmung maßgeblich sein.

Im Unterlauf schwarzwasserführender Zuflüsse zum Casiquiare kommen kleine Waldinseln vor, die von Vertretern der Apocynaceengattungen *Ambellania* und *Malouetia*, z. T. in Reinbeständen, gebildet werden (Mägdefrau & Wutz 1961). Sie stehen wegen ihres Vorkommens in nährstoffarmen Schwarzwasser den Igapó-Wäldern nahe, doch darf nach eigenen Beobachtungen im Rio Paciba angenommen werden, daß ihre Standorte nur bei extrem tiefem Niedrigwasser trocken fallen, also auch nicht regelmäßig überschwemmt werden.

Der mangelhafte Kenntnisstand der Überschwemmungswälder läßt sich auch daran ablesen, daß über die Anpassung der Baumarten an den Wechsel zwischen Überschwemmung und Trockenfallen des Bodens nichts bekannt ist (Worbes, in Vorb.). Auch ist nicht durch Untersuchungen geklärt, wie das Laub von Arten des Igapó-Waldes die Überschwemmung lebend zu überdauern vermag (Gessner 1958, 1968).

Reichtum an Mineralnährstoffen des Várzea-Wassers bzw. Armut daran im Falle des Wassers der Igapó-Wälder lassen erwarten, daß der Igapó-Wald einem allgemeinen Nährstoffstreß ausgesetzt ist, was sich im sklerophyllen Charakter der Blätter widerspiegeln sollte. Der Várzea-Wald hingegen dürfte mesotroph bis eutroph sein und kein sklerophylles Laubwerk besitzen. Erste Ergebnisse der Untersuchungen von Blättern scheinen diese Erwartung zu bestätigen (Klinge, unpubl.). Derartige Studien sind auch deshalb von besonderem Interesse, weil sie an neotropischen Wäldern Venezuelas zwischen der trocken-heißen Karibikküste und dem Amazonastiefland betrieben werden (Montes & Medina 1977, Sobrado 1977, Sobrado & Cuenca 1979, Sobrado & Medina 1980, Sprick 1979, Medina 1981, im Druck, Medina et al. 1978, 1981, Marin & Medina, im Druck) und einen tiefen Einblick in den Zusammenhang zwischen Leistung der Pflanze und Anpassung an die standortsbedingten Umweltfaktoren gestatten.

2. tierra firme-Wälder

Wird vom amazonischen Regenwald im allgemeinen oder populären Sinn gesprochen (Fittkau 1973, Beck 1974), so ist zumeist der tierra firme-Wald gemeint. Eine wissenschaftliche, allerdings auch umständliche Bezeichnung für ihn ist ,,dichter, immergrüner Feuchtwald des Tieflandes" (Rollet 1974, Lamprecht 1981). Er stockt entsprechend der topographischen Situation seiner Standorte oberhalb der Hochwasserlinie der Flüsse auf in der Regel gut drainierten Böden. Doch kommen in Depressionen sowie in der Nähe von Wasserläufen auf der tierra firme auch vernäßte, ,,sumpfige" Standorte vor. Auf ihnen fallen hochwüchsige Palmen auf, während auf trockenen Standorten stammlose Palmen im Unterwuchs stark vertreten sind (Takeuchi 1960).

Die tierra firme-Wälder sind außerordentlich artenreiche Laubmischwälder (Kubitzki 1977, Prance et al. 1976, Lamprecht 1977, Anderson & Benson 1980). Sie sind viel ausgedehnter als die Überschwemmungswälder, nach Struktur und floristischer Zusammensetzung uneinheitlich und wohl auch nach Ökosystemzugehörigkeit wie Nährstoffversorgung unterschiedlich. Zur Fauna dieser Ökosysteme siehe Mann (1968) und Olrog (1969).

Unterschiede in der Nährstoffversorgung der Wälder läßt allein schon die Heterogenität der Böden sowie der bodenbildenden Gesteine der tierra firme erwarten (Sombrock 1966, Beek & Bramao 1968, Fittkau 1974, Wambeke 1978, Putzer, in Vorb.). Diese Heterogenität spiegelt sich auch im Gewässerchemismus (Sioli 1968 c, Gibbs 1967, 1972, Furch & Junk 1980, Junk & Furch 1980, Stallard 1980). Gesetzmäßigkeiten in der regionalen Ausbildung der geochemischen Heterogenität wurden u. a. von Sioli (1968 c), Furch & Junk (1980), Junk & Furch (1980) nachgewiesen. Fittkau (1969, 1971 a, b) hat aus ihnen eine Gliederung Amazoniens auf geochemischer Grundlage hergeleitet.

Die von SE nach NW erfolgende Zunahme der Niederschläge, die einhergeht mit einem Übergang von wechselfeuchtem zu gleichmäßiger humiden Tropenklima (Salati et al. 1978, Fig. 2, Walter et al. 1975) läßt ebenfalls Unterschiede in der Waldvegetation der tierra firme erwarten.

Für den Bereich der Tierra firme wurden nach Biomassegehalt unterschiedliche Hochwälder neben Palmen- oder Lianen-reichen Wäldern sowie verschiedene edaphisch bedingte Wälder beschrieben (Pires 1974, 1976, 1978, Pires & Prance 1977, Klinge & Herrera, im Druck). Rizzini (1963) führt die edaphischen Wälder (Campina und Amazonische Caatinga auf Quarzsandböden, Anderson 1981) als Sklerophyllenwälder auf. Natürliche gebüschartige Wälder auf Sandböden kommen mit ihnen vergesellschaftet vor (Pires & Rodrigues 1964, Klinge et al. 1977, Cooper 1979, Klinge & Medina 1979, Sobrado & Medina 1980, Garcia et al. 1980, Anderson 1981, Lisboa 1975, Bongers et al., in Vorb.).

2.1 Der zentralamazonische tierra firme-Wald bei Manaus, Brasilien

Während die amazonischen tierra firme-Wälder von Bolivien, Ecuador, Kolumbien und Peru insgesamt kaum untersucht sind und der brasilianische tierra firme-Wald i. d. R. auf kleinen Flächen floristisch hinlänglich studiert wurde, ist der tierra firme-Wald bei Manaus auch in anderer Hinsicht recht gut bekannt (Lechthaler 1956, Takeuchi 1961, Rodrigues 1967, Klinge 1973 a, Klinge & Rodrigues 1974, Klinge et al. 1975, Brünig & Klinge 1976, Prance et al. 1976, Klinge 1977, Alencar et al. 1979).

Bei der Ernte der gesamten oberirdischen Biomasse auf 2000 m^2 wurden Lianen, Palmen und Epiphyten mit jeweils nur geringem Anteil an der Trockenmasse von annähernd 500 t ha^{-1} (einschließlich 14% Wurzeln, Klinge 1976 a) ermittelt. Von der geschätzten tierischen Frischbiomasse von 200 kg ha^{-1} (Fittkau & Klinge 1973) entfällt die Hälfte auf die Bodenfauna einschließlich der Ameisen und Termiten. Ähnliche Werte für die pflanzliche Biomasse von tierra firme-Wäldern berichteten Jordan & Uhl (1978) aus Südvenezuela, Ohler (1980) aus Surinam, Lescure et al. (im Druck) aus Französisch Guiana sowie Klinge & Herrera (im Druck) gleichfalls aus Südvenezuela. Während der Wurzelanteil gewöhnlich unter 20% der Gesamttrockenmasse beträgt, liegt er in der von Klinge & Herrera untersuchten Amazonischen Caatinga im Durchschnitt bei 34% (Klinge & Herrera 1978) und steigt in dem benachbarten Gebüsch auf noch höhere Anteile an (Bongers et al., in Vorb.).

Unter den 502 Baumarten zwischen 1 und 40 m Höhe wurden in der Aufnahme von Manaus (Klinge 1973 b) 62 Leguminosen-Arten, 43 Arten von Sapotaceen, 40 Lauraceen-Arten, 38 Chrysobalanaceen-Arten, 32 Rubiaceen- sowie 27 Burseraceen-Arten ermittelt. Das Vorherrschen der Leguminosen kann als typisch für den amazonischen tierra firme-Wald gelten (Takeuchi 1960). Nach Biomasse oder Stammkreisfläche beansprucht keine Art dieser oder einer anderen Familie nennenswerte Anteile. Starke Dominanzen werden dagegen in den edaphischen Waldtypen beobachtet (Richards 1957, Klinge 1978 a, b, Klinge & Herrera, im Druck).

Der tierra firme-Wald von Manaus ist deutlich geschichtet (Rodrigues 1963, Brünig & Klinge 1976). Der Oberstand ist weniger individuen- und artenreich als der Unterstand. Eine Krautschicht am Waldboden fehlt.

Der Laubfall im Wald von Manaus beträgt im Durchschnitt von 4 Jahren 6 t ha^{-1} (Franken et al. 1979). Der monatliche Laubfall erreicht während der Trockenzeit ein Maximum (Klinge & Rodrigues 1968 a), was als Anpassung an die Gefährdung der Wasserversorgung zu dieser Jahreszeit gilt (Franken et al. 1979). Wegen des deutlichen Jahresganges im Laubfall ist der Wald von Manaus, der niemals gänzlich blattlos ist, als immergrüner Saisonwald zu bezeichnen.

Schon bei der Analyse des Blattfalles wurden vergleichsweise geringe Mineralnährstoffgehalte festgestellt (Klinge & Rodrigues 1968 b). Sie wurden durch die Analyse der lebenden Waldbiomasse bestätigt (Klinge 1976 a, Golley et al. 1980). In der Pflanzenmasse war ein viel größerer Anteil der meisten Elemente, vor allem an Calcium, enthalten als im Boden (Klinge 1976 b), und die Wurzelmasse wies mehr Nährstoffe auf als der durchwurzelte Boden (Klinge 1976 a, b).

Für den Wald von Manaus hat Murphy (1975) unter Verwendung des 2jährigen Laubfall-Mittels von 5,6 t ha^{-1} eine oberirdische Produktion von 17 t $ha^{-1}a^{-1}$ errechnet. Dieser Wert liegt nahe beim Maximalwert für den tropischen Regenwald. Diese angesichts der Bodenarmut erstaunlich hohe Leistungsfähigkeit kann als deutlicher Hinweis auf die Effizienz des Ökosystemes gewertet werden.

Vergleichsweise hohe Nährstoffgehalte des Regenwassers (Ungemach 1971, Anonym 1972), ein dichtes Wurzelwerk im Oberboden (Klinge 1973 c) und die Nährstoffarmut des Bodens deuteten Klinge & Fittkau (1972) dadurch, daß sie den zentralamazonischen tierra firme-Wald als Filtersystem ansprachen, dessen Nährstoffversorgung mehr über den Niederschlag erfolge als über den Boden. Als Hinweis auf die Wirksamkeit dieses Systemes dienten die hohe oberirdische Produktion an Biomasse wie auch die Nährstoffarmut der Waldbäche.

In Zusammenarbeit von Limnologen und terrestrischen Ökologen konnte durch entsprechende Feldarbeiten und gemeinsame Auswertung ihrer Ergebnisse eine Vorstellung über das Funktionieren des zentralamazonischen Regenwaldökosystemes gewonnen werden. Ehe an einer anderen Lokalität Amazoniens derartige Untersuchungen in zudem adäquaterer Weise begonnen werden konnten, durfte der zentralamazonische Regenwald der tierra firme bei Manaus als best bekannter Vertreter des „armen" tierra firme-Waldökosystems gelten, dessen Insektenfauna ebenfalls intensiv erforscht wurde (Penny & Arias 1982).

Verlauf der Erforschung amazonischer Wälder

Am Beginn der wissenschaftlichen Beschäftigung mit Amazonien und seinen Wäldern stehen die Reisen von A. von Humboldt (1799–1804) sowie von J. B. von Spix & C. F. Ph. von Martius (1817–1820). Sie leiteten die bis heute dauernde Phase der Forschung ein, in der es um die Erfassung der riesigen Artenfülle geht (nach Prance 1977 a stellen 90000 Blütenpflanzen der südamerikanischen Tropen 58% der gesamttropischen Artenfülle bzw. 37,5% des Blütenpflanzenbestandes der Erde) und die hier als floristische Phase der Waldforschung bezeichnet wird.

Die bisher umfangreichste Dokumentation dieses Reichtumes ist die seit 1840 erschienene Flora Brasiliensis von Martius. Jüngere Florenwerke (Flora Neotropica, Flora Amazonica) haben noch längst keinen vergleichbaren Umfang erreicht. Bei der in geographischen Teilgebieten Amazoniens unterschiedlichen Sammeltätigkeit ist die Kenntnis der Taxa der amazonischen Flora insgesamt und auch der Wälder uneinheitlich (Prance 1977 a). Wegen der in Amazonien eingeleiteten modernen Entwicklung, die identisch ist mit Waldvernichtung und Artenschwund, ist zu befürchten (Goodland 1980), daß viele Arten von der Wissenschaft gar nicht mehr erfaßt werden können.

Ruhte die Erfassung des floristischen Reichtumes zunächst auf allgemeinen Sammlungen, die oft während Expeditionen zusammengetragen wurden, so lieferten später gezielte Sammlungen auf definierten Flächen auch quantitative Daten. Ein Beispiel hierfür ist die o. a. Aufnahme der Biomasse im tierra firme-Wald von Manaus. Waldinventuren auf großen Flächen wurden nach dem Kriege in Brasilien, Guayana, Surinam und Venezuela, z. T. von der FAO, durchgeführt (Soares 1970, Brünig & Klinge 1975, Palmer 1977). Seit wenigen Jahren wird im Radam-Projekt Brasiliens und im Prora-

DAM-Projekt Kolumbiens versucht, die Vegetationsresourcen der beiden nationalen Territorien – neben anderen Resourcen – zu erfassen.

Aus den Ergebnissen der floristischen Forschung ist das pflanzenkundliche und pflanzengeographische Bild erwachsen, über das wir heute verfügen (z. B. HUECK 1966, WEBER 1969, PRANCE 1977b). Neue Artenfunde ergänzen das Bild laufend. Nur von einem kleinen Bruchteil der Abertausende von Pflanzenarten aber sind physiologische oder ökologische Kenntnisse vorhanden.

Ökologische Fragestellungen gewinnen in der Erforschung amazonischer Wälder erst seit kurzem Bedeutung. Am Anfang der ökologischen Phase der Forschung steht die Darstellung von Boden und Niederschlag (Jahresmenge und zeitliche Verteilung) als der für die Gliederung der amazonischen Pflanzendecke entscheidenden Faktoren durch DUCKE & BLACK (1953). Ökologische Waldforschung in Amazonien ist später durch die Gewässerforschung stimuliert worden (SIOLI 1980c), indem z. B. die Nährstoffarmut der Gewässer übertragen wurde auf die von diesen Gewässern drainierte tierra firme und so die geringe Fruchtbarkeit ihrer Böden für Pflanzenkulturen erklärbar wurde (SIOLI 1954, 1957). In der Absicht, die Richtigkeit dieser Folgerungen vom terrestrischen Bereich aus zu überprüfen, wurden die erwähnten Studien im tierra firme-Wald von Manaus angesetzt. Die dabei gewonnenen Resultate ließen sich dann gut in das von FITTKAU (1969, 1971a, b) aufgestellte Schema der ökologischen Gliederung Amazoniens mit Zentralamazonien als dem ärmsten Teilgebiet einfügen.

Doch um wirklich zu beweisen, daß ein Waldökosystem auf nährstoffarmen Boden wie das des zentralamazonischen tierra firme-Waldes als Filtersystem funktioniert und die Nährstoffarmut der den Wald drainierenden Bäche bedingt wird durch Bau und Funktionieren des Waldökosystems, müssen Wasser- und Nährstoffhaushalt einschließlich der inputs und outputs eines solchen Ökosystemes analysiert werden. Eine derartig umfassende, aufwendige Ökosystemanalyse im terrestrischen Amazonien ist vor wenigen Jahren, also sehr spät in der ökologischen Phase amazonischer Waldforschung, begonnen worden. Sie wird mit ihren Ergebnissen in groben Zügen im folgenden Abschnitt dargestellt.

Ökosystemanalyse amazonischer tierra firme-Wälder

Die Lokalität des Unternehmens liegt in Südvenezuela bei San Carlos de Rio Negro, zwischen Rio Negro und Casiquiare. Nach diesem Ort ist das Unternehmen als San Carlos de Rio Negro-Projekt benannt und bekannt geworden. Es stellt einen gemeinsamen Betrag von Venezuela, den USA und der Bundesrepublik zum MAB-Programm dar und wird von Ökologie-Zentrum des Venezolanischen Forschungsinstitutes (I. V. I. C.) in Caracas koordiniert (MEDINA et al. 1977).

Einzelergebnisse des interdisziplinären Projektes sind in inzwischen über 100 Publikationen veröffentlicht worden (teilweise in BRÜNIG et al. 1977, 1979 aufgelistet). Partielle Zusammenfassungen haben HERRERA et al. (1978a, 1981, im Druck) vorgelegt. Eine Synthese aller Ergebnisse ist in Vorbereitung.

Die Untersuchungen konzentrieren sich auf zwei benachbarte Regenwaldökosysteme der tierra firme mit nährstoffarmen Böden: ein Mischwald auf gut drainiertem oxisol, der dem zentralamazonischen tierra firme-Wald von Manaus vergleichbar ist, und eine Amazonische Caatinga auf zeitweilig vernäßtem Podsol.

Da von den 3,66 m Jahresniederschlag 52% durch Evapotranspiration an die Atmosphäre zurückgegeben werden, passiert eine 1,8 m Niederschlag entsprechende Wassermenge das Ökosystem (HEUVELDOP 1980b, JORDAN & HEUVELDOP 1981). Es findet also eine starke Durchwaschung der Vegetation wie des Bodens statt. Bei der Passage der Vegetation werden die mit dem Niederschlag eingetragenen Nährstoffe an die Oberfläche der Pflanzen – vermutlich unter Mitwirkung der Epiphyllen (RUINEN 1961) und der Epiphyten der Borke – übertragen, so daß das den Boden erreichende Wasser an Nährstoffen verarmt ist (JORDAN, im Druck). Die beiden Waldökosysteme sind demnach Filtersysteme (KLINGE & FITTKAU 1972). Die Nährstoffkonzentrationen im Wasser der Waldbäche entsprechen denen im Regenwasser.

Durch andere Untersuchungen wurden Eigenschaften der Waldökosysteme erkennbar, die bedeutungsvoll sind für eine intensive Ausnutzung der einmal ins System gelangten Nährstoffe sowie für de-

ren Schutz gegen Auswaschung. Diese Eigenschaften wurden als „Nährstoff-Rückhaltemechanismen" bzw. „Nährstoff-konservierende Mechanismen" bezeichnet (Herrera et al. 1978a, 1981, im Druck).

Zu den auffälligsten dieser Eigenschaften beider Waldökosysteme gehört ein dichtes Wurzelwerk aus vornehmlich Feinwurzeln, also Nährwurzeln. Im Mischwald auf oxisol ist die Hauptmasse der Feinwurzeln in der dem Mineralboden auflagernden Schicht sich zersetzenden Bestandesabfalles anzutreffen, während der Mineralboden selbst kaum durchwurzelt ist. Während die Wurzelmenge 14% der Waldbiomasse ausmacht, beträgt die Wurzelmasse im Podsolwald 135 t ha^{-1} bzw. 34% der Waldbiomasse. Im Podsolgebüsch steigt der Wurzelanteil weiterhin stark an. Experimentell wurde nachgewiesen, daß in Lösung zugeführte Nährstoffe in diesem Wurzelfilz nahezu quantitativ festgehalten werden (Stark & Jordan 1978), also nicht in den Unterboden bzw. das Grundwasser ausgewaschen werden. In anderen Untersuchungen konnte gezeigt werden, daß sich mit den Feinwurzeln vergesellschaftete Mycorrhizapilze, deren Mycel sich eng an die Blätter der Streu anlagert, den Phosphor des Blattes direkt der Wurzel zuführen, so daß durch Umgehung des freien Bodens eine Auswaschung unmöglich gemacht wird (Herrera et al. 1978b). Für die Wurzelmasse werden entsprechend große Nährstoffmengen benötigt und so immobilisiert. Gleichzeitig werden Wurzelspitzen in großem Umfang für die Assimilation von Nährstoffen bereitgestellt. Der von den Pflanzen geleistete Aufwand für den Aufbau und die Erhaltung des großen Wurzelsystems bedingt unter den Umständen allgemeiner Oligotrophie, daß nur eine vergleichsweise kleine oberirdische Biomasse ausgebildet werden kann. Die Baumhöhen sind daher relativ gering, und die Stammstärken sind ebenfalls relativ klein, so daß keine staunenswerten Baumdimensionen erreicht werden.

Nährstoff-konservierende Mechanismen sind auch im Laubwerk beider Waldtypen zu erkennen. Die immergrünen Blätter sind relativ klein und sklerophyll. Sie besitzen vergleichsweise niedere Nährstoffkonzentrationen. Ihre Polyphenolgehalte sind erhöht. Bei der langen Lebensdauer der Blätter ist eine hohe Ausnutzung der zudem kleinen Nährstoffmengen sichergestellt, während die Blätter wegen ihrer Qualitäten wenig attraktiv für Herbivore sind. Andererseits bilden die Blätter nach ihrem Abfallen eine sperrige Blattstreu, durch die das Tropfwasser schnell nach unten abgeleitet werden kann. Wegen der Blatteigenschaften verläuft ihr Abbau langsam.

In beiden Waldvegetationen ist der größte Teil der Nährstoffe in der lebenden Biomasse immobilisiert, insbesondere in der Wurzelmasse. Die aus dem Blattfall berechnete oberirdische Produktion liegt bei etwa 10 t ha^{-1} a^{-1}, ist also nur etwa halb so groß wie im Wald von Manaus. Bei Einrechnung der hohen Wurzelproduktion aber ergibt sich eine Gesamtproduktion, die dem Maximum des tropischen Regenwaldes entspricht bzw. es sogar übertrifft. Diese hohe Produktion sowohl wie die wirksame Rückhaltung von Nährstoffen, die die geringen Nährstoffkonzentrationen im Bachwasser anzeigen, lassen die hohe Wirksamkeit des Filtersystems erkennen.

Weitere Hinweise für die hohe Leistungsfähigkeit heimischer Pflanzenarten erbrachten Produktionsmessungen in der Sekundärvegetation, die sich nach Schlagen des Primärwaldes auf kleiner Fläche einstellt (Uhl 1980, Uhl et al. 1981). Während der Biomassezuwachs dieser Bestände stetig anstieg (geringfügiger im Podsolstandort), blieb die Produktion von Maniok in den beiden Jahren ihres Anbaues gleich, lag erheblich unter dem Weltdurchschnitt und wurde im 3. Jahr wegen Unergiebigkeit aufgegeben. Eine starke Auswaschung von Nährstoffen wurde nicht beobachtet.

Danksagung

In die vorliegende Literaturübersicht sind eingeflossen die Erfahrungen meiner ökologischen Beschäftigung mit Amazonien seit 1962. Das Max-Planck-Institut für Limnologie, die Deutsche Forschungsgemeinschaft, das Auswärtige Amt der Bundesregierung, die Unesco wie auch der Venezolanische Forschungsrat haben mir zahlreiche Reisen und Arbeitsaufenthalte in Amazonien möglich gemacht. Die eigenen Feldarbeiten ebenso wie zahlreiche Diskussionen mit Kollegen in Südamerika und Europa und nicht zuletzt der Literaturaustausch mit ihnen haben mir geholfen, ein Bild vom Forschungsstand über amazonische Wälder zu gewinnen.

Literatur

ADIS, J. 1977: Programa minimo para análises de ecossistemas: Artrópodos terrestres em florestas inundaveis de Amazonia Central. – Acta amazonica **7**, 223–229

— — 1981: Comparative ecological studies of the terrestrial arthropod fauna in Central Amazonian inundation-forests. – Amazoniana **8**, (2), 87–173

— — (im Druck, b): Jahresperiodische Vertikalwanderungen von Arthropoden in Überschwemmungswäldern Zentralamazoniens. – Verh. Ges. Ökologie **10**

— — K. FURCH und U. IRMLER 1979: Litter production of a Central Amazonian black water inundation forest. – Trop. Ecol. **20**, 236–245

ALENCAR, J. DA C., R. A. DE ALMEIDA, N. P. FERNANDES 1979: Fenologia de espécies florestais em floresta tropical úmida de terra firme na Amazonia Central. – Acta Amazonica **9**, 163–198

ANDERSON, A. B. 1981: White-sand vegetation of Brazilian Amazonia. – Biotropica **13**, 199–210

— — und W. W. BENSON 1980: On the number of tree species in Amazonian forests. – Biotropica **12**, 235–237

ANDREAE, B. 1965: Die Bodenfruchtbarkeit in den Tropen, Parey, Hamburg-Berlin

ANONYM 1972: Regenwasseranalysen aus Zentralamazonien, ausgeführt in Manaus, Amazonas, Brasilien, von Dr. Harald UNGEMACH. – Amazoniana **3**, 186–198

AUBRÉVILLE, A. 1951: Etudes écologique de principales formations végétales du Brésil. – Centre tech. for. trop., Nogent-sur-Marne

AYENSU, E. S. 1981: Der Dschungel. – Christian, München

BASTISSE, M. 1980: The relevance of MAB. – Environmental Conservation **7**, 179–184

BAUMANN, P. & E. PATZELT 1980: Das Amazonas-Dschungelbuch. – Ullstein, Berlin–Frankfurt–Wien

BECK, L. 1974: Droht ein Kreislaufkollaps? – Bild der Wiss., **42–48**

— — 1976: Zum Massenwechsel der Makro-Arthropodenfauna des Bodens in Überschwemmungswäldern des zentralen Amazonasgebietes. – Amazoniana **6**, 1–20

BEEK, K. J. & D. L. BRAMAO 1968: Nature and geography of South American soils. – In E. J. FITTKAU, J. ILLIES, H. KLINGE, G. H. SCHWABE, H. SIOLI (Herausgg.): Biogeography and Ecology in South America. – Junk, The Hague, Bd. **1**, 82–112

BISHOP, J. P. 1978: The development of a sustained yield tropical agro-ecosystem in the upper Amazon. – Agro-ecosystems **4**, 459–460

— — 1980: Sistemas agro-forestales para el trópico humedo al este de los Andes. – Proc. Conf. intern. desarrollo agric. recursos tierras Amazonia, Cali/Colombia **1980**

BOLIN, B., E. T. DEGENS, S. KEMPE & P. KETNER 1979: The global carboncycle. SCOPE Rep. **13**

BONGERS, F., D. ENGELEN und H. KLINGE (in Vorb.): Phytomass structure of natural plant communities on spodosols in southern Venezuela. 2. Bana woodland. – Vegetatio

BRÜNIG, E. F. 1980: Leistungen und Leistungsgrenzen der Wälder der Erde in der Energieversorgung. – Universitas **1980**, 1257–1263

— — R. HERRERA, J. HEUVELDOP, C. JORDAN, H. KLINGE und E. MEDINA 1977: The international Amazon project co-ordinated by Centro de Ecología, Instituto Venezolano de Investigaciones Científicas: Organization and recent advances. – In E. F. BRÜNIG (Herausg.), Trans. internat. MAB-IUFRO workshop, Hamburg **1977**, 104–120

— — 1979: The international Amazon MAB rainforest ecosystem pilotproject at San Carlos de Rio Negro: Review of development since the 1st international workshop. – In S. ADISOEMARTO und E. F. BRÜNIG (Herausgg.) Trans. 2 nd. internat. MAB-IUFRO workshop, Jacarta **1977**, 47–66

BRÜNIG, E. F. & H. KLINGE 1975: Structure, functioning and productivity in humid tropical forest ecosystems in parts of the neotropics. – Mitt. BFH Reinbek **109**, 87–116

— — 1976: Comparison of the phytomass structure of equatorial „rain-forest" in Central Amazonas, Brazil, and in Sarawak, Borneo. – Garden's Bull., Singapore **29**, 81–101

CAMARGO, F. C. 1958: Report on the Amazon region. – In UNESCO, Problems of humid tropical regions, 11–24

COOPER, A. 1979: Muri and white sand savannah in Guyana, Surinam and French Guiana. – In: R. L. SPECHT (Herausg.) Heathlands and related shrublands. Descriptive studies. – Elsevier, Amsterdam–Oxford–New York, 471–481

DI CASTRI, F., M. HADLEY und J. DAMLAMIAN 1981: MAB: The Man and the Biosphere Program as an evolving system. – Ambio **10**, 52–57

DUCKE, A. & G. A. BLACK 1953: Phytogeographical notes on the Brazilian Amazon. – An. Acad. bras. Ciencias **25**, 1–46

EVANS, F. C. 1956: Ecosystem as the basic unit in ecology. – Science **123**, 1127–1128

FARNWORTH, E. G. & F. B. GOLLEY 1974: Fragile ecosystems. – Springer, Berlin–Heidelberg–New York.

FISHER, J. E. 1979: Rain forests and cloud forests. Abrams, New York.

FITTKAU, E. J. 1969: The fauna of South America. – In: E. J. FITTKAU et al. (Herausgg.), loc. cit., Bd. **2**, 624–658

— — 1971 a: Ökologische Gliederung des Amazonas-Gebietes auf geochemischer Grundlage. – Münster. Forsch. Fortschr. **20/21**, 35–50

— — 1971 b: Esboco de uma divisao ecologica da regiao amazonica. – Proc. Asoc. biol trop., Florencia y Leticia **1969**, 365–372

— — 1973: Urwälder der Tropen. – In: Grzimeks Tierleben. Die Umwelt der Tiere. – Kindler, München, 279–304

— — 1974: Zur ökologischen Gliederung Amazoniens. I.-Amazoniana **7**, 77–134

— — U. IRMLER, W. JUNK, F. REISS und G. W. SCHMIDT 1975: Productivity, biomass, and population dynamics in Amazonian water bodies. – In: F. B. GOLLEY and E. MEDINA (Herausgg.) Tropical ecological systems. – Springer, New York–Heidelberg–Berlin, 289–311

— — und H. KLINGE 1973: On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain forest ecosystem. – Biotropica. **5**, 2–14

FRANKEN, M., U. IRMLER und H. KLINGE 1979: Litter fall in inundation, riverine and terra firme forests of Central Amazonia. – Trop. Ecol. **20**, 225–235

FRÄNZLE, O. 1976: Der Wasserhaushalt des amazonischen Regenwaldes und seine Beeinflussung durch den Menschen. – Amazoniana, **6**, 21–46

FURCH, K. 1976: Haupt- und Spurenmetallgehalte zentralamazonischer Gewässertypen (erste Ergebnisse). – Biogeographica **7**, 27–43

— — (in Vorb.): Amazon water chemistry. – In: H. SIOLI (Herausg.) The Amazon. Limnology and Landscape-ecology of a mighty tropical river and its basin. – Junk, The Hague.

— — & W. JUNK 1980: Water chemistry and macrophytes of creeks and rivers in southern Amazonia and the Central Brazilian shield. – Proc. Vth internat. Symp. trop. ecol., Kuala Lumpur **1979**, 2, 771–796

— — & H. KLINGE (im Druck): Unusual chemistry of natural waters from the Amazon region. – Acta cient. venez.

FURCH, K. & H. KLINGE 1978: Towards the biogeochemistry of alkali and alkali-earth metals in northern South America. – Acta cient. venez. **29**, 434–444

GARCIA, V., E. CUEVAS & E. MEDINA 1980: Escleromorfismo foliar en árboles de la cuenca del Rio Negro. – Acta cient. venez., Suppl. **1**, 76

GESSNER, F. 1958: Igapó, eine Reise zu den Überschwemmungswäldern des Amazonas. – Orion **8**, 603–611

— — 1968: Zur ökologischen Problematik der Überschwemmungswälder des Amazonas. – Int. Rev. ges. Hydrobiol. **53**, 525–547

GIBBS, R. J. 1967: The geochemistry of the Amazon river system. – Bull. geol. Soc. Amer. **78**, 1203–1232

— — 1970: Mechanisms controlling world water chemistry. – Science **170**, 1088–1090

— — 1972: Water chemistry of the Amazon river. – Geochim. Cosmochim. Acta **36**, 1061–1066

GLOBAL 2000 1980: Zweitausendeins, – Frankfurt.

GOLLEY, F. B. 1981: Ten years of MAB: establishing the balance sheet. – Nature & Resources **17**, 3–6

— — J. YANTKO, TH. RICHARDSON und H. KLINGE 1980: Biogeochemistry of tropical forests 1. – Trop. Ecol. **21**, 59–70

GOODLAND, R. 1980: Environmental ranking of Amazonian development projects in Brazil. – Environm. Conserv. **7**, 9–26

— — & IRWIN, H. S. 1975: Amazon jungle: Green hell to red desert? – Elsevier, Amsterdam.

GREAVES A. 1979: Gmelina – large scale planting, Jarilandia, Amazon basin. – Commonw. For. Rev. **58**, 267–269

HERRERA, R., C. F. JORDAN, H. KLINGE & E. MEDINA 1978 a: Amazon ecosystems. Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. – Interciencia **3**, 223–232

— — C. F. JORDAN, E. MEDINA, und H. KLINGE 1981: How human activities distrub the nutrient cycles of a tropical rainforest in Amazonia. – Ambio **10**, 109–114

— — E. MEDINA, H. KLINGE, C. F. JORDAN & C. UHL (im Druck): Nutrient retention mechanisms in tropical forests: The Amazon Caatinga, San Carlos pilot project, Venezuela. – Proc. Unesco MAB symp. Paris 1981.

— — T. Merida, N. Stark & C. F. Jordan 1978 b: Direct phosphorus transfer from leaf litter to roots. – Naturwiss. **65**, 208–209
Heuveldop, J. 1980 a: Ökologische Grundlagen in agroforstwirtschaftlichen Systemen der Feuchttropen. – Mitt. BFH **132**, 59–70
— — 1980 b: Bioklima von San Carlos de Rio Negro, Venezuela. – Amazoniana **7**, 7–17
Hueck, K. 1956: Waldgeographische Gliederung des brasilianischen Amazonasbecken. – Forstwiss. Centralbl. **1956**, 520–535
— — 1966: Die Wälder Südamerikas. – Fischer, Stuttgart.
— — & P. Seibert 1972: Vegetationskarte von Südamerika. – Fischer, Stuttgart.
Humboldt, A. von (1916): Relations historique du voyage aux régions équinoxiales du Nouveau Continent. – Quellen und Forschungen zur Geschichte der Geographie und der Reisen **8**
Irion, G. 1981: Holzplantage im Urwald? – Naturwissenschaften **68**, 37–38
Irmler, U. 1975: Ecological studies of the aquatic soil invertebrates in three inundation forests of Central Amazonia. – Amazoniana **5**, 337–409
— — 1976: Zusammensetzung, Besiedlungsdichte und Biomasse der Makrofauna des Bodens in der emersen und submersen Phase zentralamazonischer Überschwemmungswälder. – Biogeographica **7**, 79–99
— — 1977: Inundation forest types in the vicinity of Manaus. – Biogeographica **8**, 17–29
— — 1978 a: Matas de inundacao da Amazonia Central em o comparacao entre águas brancas e pretas. – Ciencia e Cultura **30**, 813–821
— — 1978 b: Der Einfluß der jahresperiodischen Überschwemmungen auf die terrestrische Bodenfauna amazonischer Überschwemmungswälder am Beispiel der Carabiden und Staphyliniden (Coleoptera). – Verh. Ges. Ökologie **1978**, 405–408
— — 1978 c: Die Struktur der Carabiden- und Staphylinidengesellschaften in zentralamazonischen Überschwemmungswäldern. – Amazoniana **6**, 301–326
— — 1979: Considerations on structure and function on the ,,Central-Amazonian Inundation forest ecosystem" with particular emphasis on selected soil animals. – Oecologia (Berl.) **43**, 1–18
— — 1981: Überlebensstrategien von Tieren im saisonal überfluteten amazonischen Überschwemmungswald. – Zool. Anzeiger **206**, 26–38
— — (im Druck): Litterfall and nitrogen turnover in an Amazonian blackwater inundation forest. – In: Proc. Cali Symp. 1981.
— — & K. Furch 1979: Production, energy, and nutrient turnover of the cockroach *Epilampra irmleri* Rocha e Silva & Aguiar in a Central-Amazonian inundation forest. – Amazoniana **6**, 497–520
— — 1980: Weigth, energy, and nutrient changes during the decomposition of leaves in the emersion phase of Central-Amazonian inundation forests. – Pedobiologia **20**, 118–130
Jordan, C. F. (im Druck): The rain forest of the Central Amazon basin is a nutrient filter. – Oikos.
— — F. Golley, J. Hall & J. Hall 1980: Nutrient scavenging of rainfall by the canopy of an Amazonian rain forest. – Biotropica **12**, 61–66
— — & R. Herrera 1981: Tropical rain forests: Are nutrients realy critical? – Amer. Naturalist **117**, 167–180
— — & J. Heuveldop 1981: The water budget of an Amazonian rain forest. – Acta Amazonica **11**, 87–92
— — & E. Medina 1977: Ecosystem research in the tropics. – Ann. Missouri bot. garden **64**, 737–745
— — & C. Uhl 1978: Biomass of a "tierra firme" forest of the Amazon basin. – Oecologia Plantarum **13**, 387–400
Junk, W. J. 1970: Investigations on the ecology and production-biology of the "floating meadows" (Paspalo--Echinochloetum) on the middle Amazon. 1. – Amazoniana **2**, 449–495
— — 1973: Investigations ... middle Amazon. 2. – Amazoniana **4**, 9–102
— — 1975: Aquatic Wildlife and fisheries. – IUCN Publs. **31**, 109–126
— — 1976: Faunal ecological studies in inundation areas and the definitation of habitats and ecological niches. – Animal Res. Developm. **4**, 47–54
— — 1981: Die Bedeutung der Wasserstandsschwankungen für die Ökologie von Überschwemmungsgebieten, dargestellt an der Várzea des mittleren Amazonas. – Amazoniana **7**, 19–29
— — & K. Furch 1980: Quimica da água e macrófitas aquáticas de rios e igarapés na Bacia Amazônica e nas áreas adjacentes. I. – Acta Amazonica **10**, 611–633
Keel, S. H. & G. T. Prance 1979: Studies of the vegetation of a white-sand black-water igapó (Rio Negro, Brazil). – Acta Amazonica **9**, 645–655
Klinge, H. 1966: Tropische Podsole und Schwarzwässer. – Umschau **16**, 540

— — 1967: Podzol soils: a source of blackwater rivers in Amazonia. – Atas simp. biota amazónica, Belem **1966**, 3, 125–177
— — 1973 a: Biomasa y materia orgánica del suelo en el ecosistema de la pluviselva centro-amazónica. – Acta cient. venez. **24**, 174–181
— — 1973 b: Struktur und Artenreichtum des zentralamazonischen Regenwaldes. – Amazoniana **4**, 283–292
— — 1973 c: Root mass estimation in lowland tropical rain forests of Central Amazonia. I. – Trop. Ecol. **14**, 29–38
— — 1976 a: Bilanzierung von Hauptnährstoffen im Ökosystem tropischer Regenwald (Manaus) – vorläufige Daten. – Biogeographica **7**, 59–77
— — 1976 b: Nährstoffe, Wasser und Durchwurzelung von Podsolen und Latosolen unter tropischem Regenwald bei Manaus/Amazonien. – Biogrographica **7**, 45–58
— — 1977: Preliminary data on nutrient release from decomposing leaf litter in a neotropical rain forest. – Amazoniana **6**, 193–202
— — 1978 a: Studies on the ecology of Amazon Caatinga forest in southern Venezuela. 2. – Acta cient. venez. **29**, 258–262
— — 1978 b: Die Phytomasse dominanter Baumarten einer amazonischen Caatinga. – Amazoniana **6**, 327–328
— — (im Druck): Auf dem Wege zu einer Landschaftsökologie Amazoniens. – Freiburger Geogr. Hefte.
— — & E. J. Fittkau 1972: Filterfunktionen im Ökosystem des zentralamazonischen Regenwaldes. – Mitt. deutsche bodenkundl. Ges. **16**, 130–135
— — K. Furch, W. Junk & U. Irmler 1981: Fundamental ecological parameters in Amazonia, in relation to the potential development of the region. – In: R. Lal und E. W. Russels (Herausgg.) – Tropical agricultural hydrology. – Wiley, 19–36
— — E. Medina & R. Herrera 1977: Studies on the ecology of Amazon Caatinga forest in southern Venezuela. 1. – Acta cient. venez. **28**, 270–276
— — & R. Herrera 1978: Biomass studies in Amazon Caatinga forest in southern Venezuela. 1. – Trop. Ecol. **19**, 93–100
— — (im Druck): Phytomass structure of natural plant communities on spodosols in southern Venezuela. 1. Tall Amazon Caatinga forest. – Vegetatio.
— — & E. Medina 1979: Rio Negro Caatingas and Campinas, Amazonas States of Venezuela and Brazil. – In: R. L. Specht (Herausg.) Heathlands and related shrublands. – Elsevier, Amsterdam–Oxford–New York, 483–488
— — & A. W. Rodrigues 1968 a: Litter production in an area of Amazonian tierra firme forest. I. – Amazoniana **1**, 287–302
— — 1968 b: Litter production... tierra firme forest. II. – Amazoniana **1**, 303–310
— — 1974: Phytomass estimation in a Central Amazonian rain forest. – In: H. E. Young (Herausg.): IUFRO Biomass studies, University Press, Orono, 339–350
Klinge, H., Rodrigues, W. A., E. Brünig & E. J. Fittkau 1975: Biomass and structure in a Central Amazonian rain forest. – In: F. B. Golley und E. Medina (Herausgg.): Tropical ecological systems. – Springer, New York – Berlin 115–122
Kohlhepp, G. 1983: Amazonien – Entwicklung wohin? – Zur Problematik regionaler Entwicklungsstrategien und räumlicher Erschließungsprozesse. – Spixiana, Suppl. **9**: 179–196
Kubitzki, K. 1977: The problem of rare and of frequent species: The monographer's view. – In: G. T. Prance und T. D. Elias (Herausgg.): Extinction is forever. – Bronx, 331–336
Lamprecht, H. 1977: Structure and function of South American forest. – Biogeographica **8**, 1–15
— — 1981: Zusammensetzung und Aufbau tropischer Feuchtwälder. – Holz aktuell **3**, 6–13
Lechthaler, R. 1956: Inventario das árvores de um hectare de terra firme da zona Reserva Florestal Duke, Municipio de Manaus, – INPA. Bot., Publ. **3**
Lescure, J. P., H. Puig, D. Leclerc, B. Riera, F. Beekman, A. Beneteau (im Druck): La phytomasse épigée de la forêt dense en Guyane Francaise. – Acta Oecologica 1982.
Lieth, H. & R. H. Whittaker 1975: Primary productivity of the biosphere. – Springer, New York – Heidelberg – Berlin.
Lisboa, P. L. 1975: Estudos sobre a vegetacao das campinas amazonicas. – Acta Amazonica **5**, 211–223
Mägdefrau, K. & A. Wutz 1961: Leichthölzer und Tonnenstämme in Schwarzwassergebieten und Dornbuschwälder des tropischen Südamerika. – Forstwiss. Centralbl. **1961**, 17–28
Mann, G. 1968: Die Ökosysteme Südamerikas. – In: E. J. Fittkau et al. (Herausgg.) loc. cit. 171–229

MARIN, D. und E. MEDINA (im Druck): Leaf duration, nutrient content and sclerophylly of very dry tropical forest trees. – Acta cient. venez.
MCINTYRE, L. 1977: Amazonas. – Geo **10**, 124–156
— — 1980: Jari: A massive technology transplant takes root in the Amazon jungle. – Nat. Geogr. Mag. **157**, 686–711
MEDINA, E. 1981: Nitrogen content, leaf structure and photosynthesis in higher plants: a report to the UNEP study group on photosynthesis and bioproductivity. London 1981.
— — (im Druck): Significación ecofisiológica del contenido foliar de nutrientes y el área foliar específica en ecosistemas tropicales. – Proc. **2** nd congr. latinoamer. bot., Brasilia 1978.
— — E. CUEVAS & P. WEAVER 1981: Composición foliar y transpiración de árboles de Pico del Este, Sierra de Luquillo, Puerto Rico. – Acta cient. venez. **31**, 57–63
— — R. HERRERA, C. F. JORDAN & H. KLINGE 1977: The Amazon project of the Venezuelan Institute for Scientific Research. – Nature & Resources **13**, 4–6
— — M. SOBRADO & R. HERRERA 1978: Significance of leaf orientation for leaf temperature in an Amazonian sclerophyll vegetation. – Rad. Environm. Biophys. **15**, 131–140
MONGI, H. O. & P. A. HUXLEY 1979: Soils research in agroforestry. ICRAF, Nairobi.
MONTES, R. & E. MEDINA 1977: Seasonal changes in nutrient content of leaves of savanna trees with different ecological behaviour. – Geo-Eco-Trop. **1**, 295–307
MORAN, E. 1981: Developing the Amazon. – Indiana University Press, Bloomington.
MPG 1981: Max-Planck-Gesellschaft Jahrbuch **1981**, 283–285
MURPHY, P. G. 1975: Net primary productivity in tropical terrestrial ecosystems. – In: H. LIETH und R. H. WHITTAKER (Herausgg.): Primary productivity of the Biosphere, 217–231
MYERS, N. 1980: Conversion of tropical moist forests. Nat. Acad. Sci., Washington.
NAT. RES. COUNC. 1980: Research priorities in tropical biology. Nat. Acad. Sci., Washington.
OHLER, F. M. J. 1980: Phytomass and mineral content in untouched forest. – CELOS repp. **132**
OLROG, C. C. 1969: Birds of South America. In: E. J. FITTKAU et al. (Herausgg.), loc. cit., Bd. **2**, 849–878
PALMER, J. R. 1977: Forestry in Brazil – Amazonia. – Commonw. For. Rev. **56**, 115–130
PENNY, N. D. & J. R. ARIAS 1982: Insects of an Amazonian forest. – Columbia Univ. Press, New York.
PIRES, J. M. 1973: Tipos de vegetacao da Amazonia. – Publ. avuls. Mus. Goeldi, Belém **20**, 179–202
— — 1974: Tipos de vegetacao da Amazonia. – Brasil Florestal **5**, 179–202
— — 1976: Aspectos ecologicos da floresta amazonica. – Anais II congr. bras. florestas tropicais, Colecao Mossoroense **65**, 235–287
— — 1978: The forest ecosystems of the Brazilian Amazon: description, functioning and research needs. – In: UNESCO **1978**, 607–627
— — & H. M. KOURY 1959: Estudo de um trecho de mata de várzea próximo a Belém. – Bolm téc. Inst. Agron. Norte **36**, 3–44
— — & G. T. Prance 1977: The Amazon forest: A natural heritage to be preserved. In: G. T. PRANCE und T. S. ELIAS (Herausgg.), loc. cit., 158–194
— — & J. DE S. RODRIGUES 1964: Sobre a flora das caatingas do Rio Negro. – Anais 13. Congr. Soc. Bot. bras, Recife 1962.
PRANCE, G. T. 1977a: Floristic inventory of the tropics: Where do we stand? – Ann. Miss. Bot. Gard. **64**, 650–684
— — 1977b: The phytogeographic subdivisions of Amazonia and their influence on the selection of biological reserves. – In: PRANCE G. T. und T. S. ELIAS (Herausgg.) loc. cit., 195–213
— — 1978: The origin and evolution of the Amazon flora. – Interciencia **3**, 207–222
— — 1979: Notes on the vegetation of Amazonia. III. The terminology of Amazonian forest types subject to inundation. – Brittonia **31**, 26–38
— — 1980: A terminologia dos tipos de florestas amazónicas sujeitas a inundacao. – Acta Amazonica **10**, 495–504
— — W. A. Rodrigues & M. F. DA SILVA 1976: Inventario florestal de um hectare de mata de terra firme km 30 da estrada Manaus-Itacoatiara. – Acta Amazonica **6**, 9–35
PUTZER, H. (in Vorb.): Geological evolution of the Amazon basin and its mineral resource. – In: H. SIOLI (in Vorb.) loc. cit.
— — REVILLA, J. D. 1981: Aspectos floristicos e fitossuciológicos da floresta inundável (Igapó) Praja Grande, Rio Negro, Amazonas, Brasil. – M. Sc. Thesis. INPA/Manaus
RICHARDS, P. W. 1957: The tropical rainforest. Cambridge University press, Nachdruck.
— — 1977: Tropical forests and woodlands: An overview. – Agro-Ecosystems **3**, 225–238

RITTERSHOFER, F. 1981: Der tropische Regenwald des Amazonas – seine Gefährdung und seine Chancen. – Holz aktuell **3**, 40–47

RIZZINI, C. T. 1963: Nota previa sobre a divisao fitogeografica (floristico-sociologica) do Brasil. – Rvta. bras. Geogr. **25**, 3–64

RODRIGUES, W. A. 1961: Estudo preliminar de mata de várzea alta de uma ilha do baixo Rio Negro de sólo argiloso e úmido. – INPA Publ. **10**, Bot., 1–50

— — 1963: Estudo de 2,5 hectares de mata de terra firme da Serra do Navio, Territorio do Amapá. – Bolm Mus para. E. GOELDI, N. S: Bot., **19**

— — 1967: Inventario florestal piloto ao longo da estrada Manaus-Itacoatiara. Estado do Amazonas: Dados preliminares. – Atas Simp. Biota Amazonica, Belém **1966**, **7**, 257–267

ROLLET, B. 1974: L'architecture des foréts denses humides sempervirentes de plaine. Centre Technique Forestier Tropical, Nogent sur Marne.

RUINEN, J. 1961: The phyllosphere. I. – Plant Soil **15**, 81–109

SALATI, E., J. M. MARQUES & L. C.: B. MOLION 1978: Origem e distribucao das chuvas na Amazonia. – Interciencia **3**, 200–206

SIOLI, H. 1954: Betrachtungen über den Begriff der ,,Fruchtbarkeit" eines Gebietes anhand der Verhältnisse in Böden und Gewässern Amazoniens. – Forsch. Fortschr. **28**, 65–72

— — 1957: Die ,,Fruchtbarkeit" der Urwaldböden des brasilianischen Amazonasgebietes und ihre Bedeutung für eine zukünftige Nutzung. – Staden-Jahrbuch, Sao Paulo, **5**, 23–36

— — 1964 General features of the limnology of Amazonia. – Verh. int. Ver. Limnol. **15**, 1053–1058

— — 1965: Bemerkungen zur Typologie amazonischer Flüsse. – Amazoniana **1**, 74–82

— — 1968a: Zur Ökologie des Amazonas-Gebietes. – In: E. J. FITTKAU et al. (Herausgg.), loc. cit., 137–170

— — 1968b: Principal biotopes of primary production in the waters on Amazonia. – Proc. Symp. Recent advanc. trop. ecol., Benares **1967**, 591–600

— — 1968c: Hydrochemistry and geology in the Brazilian Amazon region. – Amazoniana **1**, 267–277

— — 1977 Amazonien: Der Welt größter Wald in Gefahr! – Ökosystemforschung im Amazonasgebiet. – Umschau **77**, 147–150

— — 1980a: Foreseeable consequences of actual development schemes and alternative ideas. – In: Fr. BARBIRA-SCAZZOCCHIO (Herausg.): Land, people and planning in contemporary Amazonia. – Centre Latin Amer. Stud., Cambridge University, Occas. Publ. **3**, 257–268

— — 1980b: Prospective effects of actual development on the ecology of Amazon basin. – Proc. Vth intern. Symp. trop. ecol., Kuala Lumpur **1979**, 2, 711–716

— — 1980c: 40 Jahre Amazonasforschung. – MPG Spiegel **1**, 43–57

SOARES, R. O. 1970: Inventários florestais na Amazonia. – Bras. Florestal **1**, 4–9

SOBRADO, M. 1977: Aspectos ecofisiológicos de la vegetación escleró fila de suelos arenosos, podzolizados e inundables de la cuenca del Rio Negro, Territorio Federal Amazonas. – Licenciatur-These, Universidad Central de Venezuela.

— — & G. CUENCA 1979: Aspecto del uso del agua de especies deciduas y siempreverdes en un bosque seco tropical de Venezuela. – Acta cient. venez. 302–308

— — & E. MEDINA 1980: General morphology, anatomical structure, and nutrient content of sclerophyllous leaves of the "bana" vegetation of Amazonas. – Oecologia (Berl.) **45**, 341–345

SOMBROEK, W. 1966: Amazon soils. – PUDOC, Wageningen.

SPEIDEL, G. 1981: Der Amazonaswald – eine Herausforderung an Wissenschaftler, Techniker und Politiker. – Holz aktuell **3**, 34–39

SPIX, J. B. VON & C. F. PH. VON MARTIUS 1980: Reise in Brasilien 1817–1820. Brockhaus, Stuttgart, **1–3**, Neudruck.

SPRICK, E. 1979: Composición mineral y contenido de fenoles foliares de espécies leñosas de tres bosques contrastantes de la región amazónica. – Licientiatur-These, Universidad Central de Venezuela.

SCHREIBER, A. 1981: Tropenhölzer am Holz- und Furniermarkt der Bundesrepublik Deutschland. – Holz aktuell **3**, 87–95

SCHULTES, R. E. 1979: The Amazonia as a source of new economic plants. – Econom. Bot. **33**, 259–266

STALLARD, R. F. 1980: Major element geochemistry of the Amazon river system. – Ph. D. THESIS. Mass. Inst. Technol./Woods Hole Oceanogr. Inst. WHOI-80-29

STARK, N. & C. F. JORDAN 1978: Nutrient retention by the root mat of an Amazonian rain forest. – Ecology **59**, 434–437

STEIN, N. 1981: Is the large-scale destruction of tropical rain forests necessarily crucial for the global carbon cycle? – In: R. A. FAZZOLARE und C. B. SMITH (Herausgg.): Beyond the energy crisis. – Pergamon, Oxford-New York, 715–725

STEINLIN, H. 1981: Die Zukunft des Tropenwaldes. – Holz aktuell **3**, 82–86

STERLING, T. 1974: Der Amazonas. – Time-life International (Niederlande).

STERNBERG, H. O'REILLY 1968: Man and environmental change in South America. – In: E. J. FITTKAU et al. (Herausgg.) loc. cit, 413–445

— — 1975: The Amazon river of Brazil. – Geogr. Zeitschr. Beiheft

TAKEUCHI, M. 1960: A estrutura da vegetacao na Amazonia. – Bolm Mus. par. E. GOELDI Bot. **6**

— — 1961: The structure of the Amazonian vegetation. II. Tropical rainforest. – J. Fac. Sci., Univ. Tokyo, Section III, Bot., **8**, 1–26

— — 1962: The structure of the Amazonian vegetation. VI. Igapó. – J. Fac. Sci, Univ. Tokyo, Sect. III, Bot., **8**, 297–304

UHL, C. 1980: Studies of forest, agricultural, and successional environments in the upper Rio Negro region of the Amazon basin. – Unveröff. Ph. D. THESIS, Michigan State University.

— — K. CLARK, H. CLARK & P. MURPHY 1981: Early plant succession after cutting and burning in the upper Rio Negro region of the Amazon basin. – J. Ecol. **69**, 631–649

UNESCO 1970: Use and conservation of the biosphere. – Nat. res. res. **10**

— — 1978: Tropical forest ecosystems. A state-of-knowledge report. – Nat. Res. Res. **14**

— — 1981 a: CO_2 and the effects of human activities on climate: a global issue. – Nature and Resources **17**, 2–5

— — 1981 b: Looking back on ten years of MAB. – Nature and Resources **17**, 2–3

UNGEMACH, H. 1971: Chemical rain water studies in the Amazon region. – Proc. Asoc. Biol. trop., Florencia und Leticia **1969**, 354–158

WALTER, H., E. HARNICKELL, D. MÜLLER-DOMBOIS 1975: Klimadiagrammkarten der einzelnen Kontinente und die ökologische Klimagliederung der Erde, Karte 2, Südamerika. Fischer Stuttgart.

WAMBEKE, A. VAN 1978: Properties and potentials of soils in the Amazon basin. – Interciencia **3**, 233–242

WEBER, H. 1969: Zur natürlichen Vegetationsgliederung von Südamerika. – In: E. J. FITTKAU et al. (Herausgg.) loc. cit., Bd. 2, 475–518

WEISCHET, W. 1977: Die ökologische Benachteiligung der Tropen. – Teubner, Stuttgart

— — 1981: Ackerland aus Tropenwald – eine verhängnisvolle Illusion. – Holz aktuell **3**, 14–33

WHITMORE, T. C. 1975: Tropical rainforests of the Far East. Clarendon, Oxford, 282 S.

— — 1981: On studying processes and cycles in tropical rainforests. – Commonw. For. Rev. **60**, 113–116

Anschrift des Autors:
Dr. H. KLINGE, Max-Planck-Institut für Limnologie
Postfach 165, D-2320 Plön

SPIXIANA	Supplement 9	103–112	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Zoologische Forschung im tropischen Südamerika

Von **F. Schaller**

Institut für Zoologie der Universität Wien

Wenn Epigonen Gedenktage und Ehrungen veranstalten, dann stellen sie sich gewissermaßen auch der Kritik des Geehrten. Spix ist, wie wir vorhin gehört haben, seit 155 Jahren tot. Wie würde *er* die zoologischen Leistungen seiner bisherigen wissenschaftlichen Nachfahren im tropischen Südamerika sehen und werten? – Eine zureichende und gerechte Antwort auf *diese* Frage ist sehr schwer. Das habe ich bei der Vorbereitung meines jetzigen Vortrags gemerkt. Unsere Wissenschaft im weiteren Sinne – *die Biologie* – ist ja, wie Sie alle wissen, schlicht unüberschaubar geworden. Schon das engere Fach *Zoologie* hat es mit so vielen Fragen und Aufgaben zu tun, daß auch in seinen Grenzen Überblick nicht mehr möglich ist. Und auch wer sich mit Spix nur auf jenen Teil der Zoologie beschränken wollte, der sich nach ihm nur mit der Tierwelt des *tropischen Südamerikas* befaßte, steht vor einer unlösbaren Aufgabe.

Seiner Zeit, als die Bayern Spix und Martius und der Österreicher Natterer (neben anderen europäischen Forschungsreisenden) in Brasilien und Amazonien sammelten und beobachteten, war Südamerika als eigener biogeographischer Kontinent noch gar nicht voll erkannt. Darwin und Wallace hatten ihre weltumspannenden Reisen und Theorien noch nicht gemacht. Zoologie und Botanik waren damals noch fast ausschließlich mit der systematischen und morphologischen Bestandsaufnahme ihrer Organismenreiche beschäftigt.

Wer in dieser Phase als Naturforscher nach Südamerika und in das immer noch geheimnisumwitterte Reich des Amazonas kam, hatte keine andere legitime Aufgabe als zu sammeln, zu konservieren und zu beschreiben. Nahezu jedes Naturobjekt war dort neu oder noch wissenschaftlich unbenannt. Spix, Martius und Natterer haben durch ihre Pioniertätigkeit eine Entwicklung eingeleitet, die mehr als 100 Jahre lang unsere europäischen Museen zu den einzig verläßlichen Sammel- und Auskunftsplätzen für die neotropische Pflanzen- und Tierwelt machten. An dieser unerläßlichen Bestandsaufnahme, Sichtung und Ordnung unseres sogenannten Materials haben sich im Laufe der folgenden Jahrzehnte Generationen von Zoologen aus allen wissenschaftlich aktiven Kulturnationen beteiligt. Die großen Museen in Paris, London, Berlin, München, Wien u. a. füllten sich mit umfangreichen Sammlungen und ihre Publikationsorgane mit den systematischen Ergebnissen ihrer Bearbeiter. So hat allein Joh. Natterer von 1817 bis 1836 aus Brasilien rund 50000 Tiere ans Wiener Museum gebracht, darunter über 1000 neue Arten.

In *unserem* Jahrhundert sind neue Nationen zu diesem gewaltigen Ordnungswerk hinzugekommen, vor allem die USA, die für viele Tiergruppen inzwischen die besten Systematiker und Sammlungen entwickelt haben. Noch erfreulicher ist die Feststellung, daß jetzt auch die *südamerikanischen* Nationen *selbst* in diesen Sichtungs- und Bearbeitungsprozeß eingestiegen sind und zunehmend die Bestandsaufnahme ihrer Faunen und Floren selber übernehmen. Ich darf nur an die zoologisch bereits weit bekannten Institutionen des Museú Goeldi in Belém oder an die Museen in São Paulo und Rio erinnern.

Aber – am *Ende* ihrer Arbeit sind die zoologischen Systematiker für die tropischen Zonen Südamerikas trotz aller dieser langen Bemühungen noch lange nicht. Vielleicht sind inzwischen die Säuger,

Reptilien, Amphibien einigermaßen komplett erfaßt. Da dürfte es auch künftig kaum mehr fundamentale Überraschungen für die Systematik geben. Aber auch in solchen, relativ gut bearbeiteten Gruppen steht die systematische Arbeit noch lange nicht still. Neue grundlegende Fragen der Artbildung, Nischendynamik und Populationsgenetik stehen im Mittelpunkt des aktuellen Interesses der heutigen Systematiker und Tiergeographen, wie uns beispielsweise die bahnbrechenden Refugialstudien J. HAFFER's (aus Essen) über die neotropische Avifauna und auch die herpetologischen Studien aus dem Arbeitskreis Paul MÜLLER's in Saarbrücken zeigen.

Es ist aber auch noch viel *rein Deskriptives* zu tun übrig geblieben, auch bei Wirbeltiergruppen wie etwa bei den Vögeln und Fischen des tropischen Südamerika. Dies wird sofort deutlich, wenn man sich die bisher beschriebenen bzw. geschätzten Artenzahlen vor Augen hält:

Fast mutlos aber müssen auch heute noch alle jene zoologischen Systematiker werden, die sich mit taxonomischer Arbeit im Reich der sogenannten *wirbellosen* Tiere befassen. Bei Insekten und Spinnentieren mag seit den illustrativen Bildkreationen der Maria Sibylle *Merian* aus Guayana inzwischen zwar ein einigermaßen befriedigender deskriptiver Status erreicht sein – zumindest bei größeren und sozusagen „schöneren" Gruppen, wie etwa den Schmetterlingen, Käfern und Ameisen. Aber auch bei diesen und allen anderen *Insekten*ordnungen sieht es systematisch noch sehr traurig aus. Das gilt leider vielfach auch für Gruppen mit besonders großer ökologischer und produktionsbiologischer Bedeutung, wie z. B. für die *Chironomiden* und ihre aquatischen Larven, deren weltbekannte Münchner Spezialisten FITTKAU und REISS ja unter uns sind. Von ihnen habe ich die folgenden Zahlen, die kommentarlos für sich sprechen: Geschätzte *Gesamt-Artenzahl* der Chironomiden für Südamerika ~ 1500. Davon befinden sich aktuell in taxonomischer Bearbeitung ~ 400 und sind bisher erst *definitiv beschrieben* knapp ~ 100 (~ 6–7%)! Nahezu alle der dort bisher gesammelten Chironomiden-Arten kommen übrigens aus dem Amazonasgebiet. Sie gehören zu 84 Genera, von denen wiederum 44 *endemisch* sind. Dies ist hervorzuheben; denn die Zuckmücken gelten sonst als eine weltweit *kosmopolitische* Tiergruppe (mit einer geschätzten Weltgesamtartenzahl von ~ 6000).

(nach verschiedenen Autoren aus verschiedenen Jahren)	Zahl der Arten weltweit	Südamerika	%
Amphibien	3307	1095	33
Reptilien	5954	1115	19
Vögel	8656	2780	32
Säuger	4060	810	20

	weltweit	Südamerika	Amazonas
Amphibien (nach Hödl 1981)	3520	1210	250
Vögel (nach SICK 1979)	8960	2900	930

Abb. 1: Anzahl beschriebener Arten bzw. geschätzte Artenzahlen.

Um die einmalige Aufgabe, die sich unseren Taxonomen und Systematikern im tropischen Südamerika fast für jede Tiergruppe stellt, noch etwas mehr zu verdeutlichen, nenne ich noch ein paar Zahlen (die ich auch Herrn FITTKAU verdanke): Das Amazonasbecken beherbergt allein rund 360 *Ameisenarten* aus 72 Genera. Kolumbien gilt mit (bis 1964) 1556 beschriebenen *Vogelarten* als der vogelartenreichste Staat der Erde und darf wohl um diesen Rekord mit Peru streiten. Der Amazonas ist mit rund

2000 Arten *das fischartenreichste Fließwassersystem* der Erde (nach SIOLI et al.). FITTKAU dürfte also recht haben, wenn er (1969) meint, daß Südamerika die höchste Artendichte aller Kontinente habe. Dies gilt trotz der Feststellung, daß Amazonien der *Mollusken-* und *Urodelenärmste* Großlebensraum der Tropen ist.

Wenn wir nun wieder an Spix denken und aus der Sicht seiner Zeit die trotzdem bereits geleistete unüberschaubare Sammlungs- und Ordnungsarbeit der bisherigen zoologischen Systematiker in Südamerika zu würdigen versuchen, so müßten wir Hunderte tüchtiger, berühmter und weniger berühmter Naturforscher nach ihm aufzählen, die Ordnung und Übersicht in die neotropische Fauna gebracht haben und eben trotzdem noch lange nicht am Ende damit sind. Das gilt vor allem für die riesige Artenfülle der Kleintierwelt, die ich ja selbst im Bereich der Bodenfauna etwas näher kenne. Ich nenne zum Schluß als letztes Beispiel nur das Heer der *Milben,* an dem sich in der ganzen Welt die Systematiker die Zähne ausbeißen. Herr Kollege Beck aus Karlsruhe, der sich mit den Oribatiden befaßt hat, weiß ja ein Lied davon zu singen.

Aber – wie ich schon eingangs sagte – die Zoologie ist ja *heute* viel mehr als nur faunistische Bestandsaufnahme und systematische Ordnung.

Es wäre übrigens höchst ungerecht, anzunehmen, daß sie zu Spix'ens Zeiten *nur das* gewesen sei. Auch *er* und *seine* naturforschenden Zeitgenossen haben schon nicht nur gesammelt und beschrieben; sondern *auch sie* haben Hefte um Hefte voll Beobachtungen geschrieben und ihre Sammelobjekte vielfach in ökologischen und funktionellen Zusammenhängen betrachtet und studiert.

Nun, diese eigentlich-biologische, *funktionelle* Betrachtungsweise und Fragestellung ist *nach* Spix mehr und mehr Hauptantrieb der zoologischen Forschung im tropischen Südamerika geworden. Die ersten Pioniere solcher Art gab es bereits im vorigen Jahrhundert. Ich will nur 2 nennen, die eben als Pioniere charakteristischerweise mehr forschungsreisende Amateure als hauptamtliche Profis waren. Der erste ist Henry Walter BATES, ein junger englischer Schmetterlingsliebhaber, der wegen seines entomologischen Eros verdientermaßen das Glück hatte, dem Englischlehrer und späteren Begründer der Tiergeographie Alfred Russel WALLACE aufzufallen, und von diesem kurzerhand mit auf seine Forschungsfahrt nach Brasilien genommen worden ist. Dort hat dann BATES bekanntlich auch nach der Trennung von Wallace so großartige zoologische Beobachtungen gemacht, daß seine Befunde und Deutungen mit Recht als *seine* originelle Leistung gewertet werden. BATES ist speziell der Entdecker des nach ihm benannten Phänomens der *Mimikry.* 1862 hat er seine hauptsächlich am Amazonas gemachte Entdeckung publiziert, wonach gewisse, offenbar für Räuber schlecht schmeckende häufige Schmetterlingsarten der Fam. *Heliconiiden* in Tracht und Verhalten von einigen Arten der ganz anderen Schmetterlingsfamilie der *Pieriden* frappierend genau nachgeahmt werden. Seine Deutung, daß diese wohlschmeckenden Imitatoren beim Gejagtwerden einen Selektionsvorteil aus ihrer Mimikry zögen, ist ja inzwischen auch experimentell gesichert. Außerdem hat BATES Beobachtungen über Schmetterlingwanderungen in Amazonien gemacht, für die allerdings *bis heute noch* eine saubere Erklärung fehlt. Auch die Heerzüge der Wanderameisen *(Eciton)* hat er schon beschrieben. *Sie* sind freilich erst zu unserer Zeit von dem Amerikaner SCHNEIRLA und seinen Schülern in Pánama vorbildlich analysiert worden.

Der 2. Pionier einer moderneren, dynamischen, zoologischen Feldarbeit in Südamerika aus der 2. Hälfte des vorigen Jahrhunderts ist der Deutsche Fritz MÜLLER gewesen. Er hat mehr als die Hälfte seines Lebens in Brasilien verbracht und wie Bates als begnadeter Beobachter unermüdlich zoologisch und botanisch gearbeitet. Die Fülle seiner zoologischen und blütenbiologischen Arbeiten ist staunenerregend. Vor allem seine Entdeckungen auf dem Gebiet des symbiontischen Zusammenlebens von Insekten und Pflanzen, das so charakteristisch ist für die Neotropis, sind als großartige Beiträge zu einem *qualitativen* Verständnis der tropischen Ökosysteme Südamerikas zu werten. Er hat das Zusammenleben der Imbaúba-Bäume (Cecropien) mit Ameisen, die Milbendomatien, die merkwürdigen Beziehungen zwischen den Feigen und Feigenwespen und viele blütenbiologische Symbiosen als erster erkannt und geschildert.

Fritz Müller ist außerdem der Entdecker eines besonderen, heute nach ihm benannten Falles von *Mimikry*. Dabei handelt es sich um ringartige Gruppen ungenießbarer Schmetterlingsarten, die sich auffällig gleichen und so das Risiko, geschnappt zu werden, gewissermaßen aufeinander aufteilen und es dadurch für die einzelnen Arten mildern. Fritz Müller hat zudem in Brasilien sehr früh schon die Bedeutung Darwin's erkannt und 1864 eine Schrift mit dem Titel „*für Darwin*" publiziert (in der er übrigens den Grundgedanken des sogenannten Biogenetischen Grundgesetzes schon vor Haeckel äußert).

Müller und Bates haben intensive literarische Beziehungen zu Ch. Darwin unterhalten. Ihre Befunde und Beobachtungen wertete dieser dankbar für seine Thesen aus. Schließlich dürfen wir ja nicht vergessen, daß Darwin selbst die faszinierende faunistische Eigenart der Neotropis wenige Jahre zuvor erlebt und erkannt hatte. Wäre er dabei mehr in den neotropischen Regenwald gekommen, wir dürfen sicher sein, auch er hätte die Augen wie Bates und Müller offen gehabt.

Die zwei nächsten zoologischen Pioniere, die ich speziell für das brasilianische Tropengebiet nennen muß, kamen auch aus Europa, sind aber dann wie Fritz Müller ihre ganze Schaffensperiode lang in Brasilien und in brasilianischen Diensten geblieben. Es war dies der Hesse Hermann v. Ihering (1880–1920 in Brasilien) und der Schweizer Emilio A. Goeldi (1884–1907 in Brasilien).

Ihering war lange Direktor des Naturhistorischen Museums in São-Paulo und hat neben zahlreichen Studien über Vögel, Fische, Insekten und vor allem *Mollusken* einige faunistische und nomenklatorische Standardwerke hinterlassen, die auch heute noch jeder Biologe in die Hand nehmen muß, wenn er nach Pará oder Amazonien kommt.

Emilio Goeldi ist der Begründer des weltbekannten Múseú de Pará in *Belém* (das ja heute auch seinen Namen trägt). Er war zoologisch nicht weniger vielseitig als Bates, Müller und Ihering; seine Begabung lag aber offensichtlich mehr auf taxonomischem als auf biologischem Gebiet. Wir verdanken ihm die klassischen Nachschlagwerke „*Os mamiferos do Brasil*" (1893) und „*Lista das Aves Amazônicas*" (1900).

Bevor ich in unser Jahrhundert und damit in die neuzeitliche Zoologie nach Spix komme, muß ich hier dem Genius Loci noch meine Reverenz erweisen und eine *bayrische* Amateur-Forschungsreisende und Amateur-Zoologin nennen, die auf einer längeren Fahrt (1898–1899) durch Brasilien bemerkenswerte Sammlungen von Evertebraten, insbesondere Insekten, sowie von Fischen und Reptilien nach München gebracht hat. Es war Prinzessin Therese von Bayern, die staunenswert aktive und freimütige Tochter des Prinzregenten Luitpold. Sie hat sogar eigene Beschreibungen von Myriapoden und Arachnoiden nachgeliefert und ist dafür von der Bayrischen Akademie und von der Ludwig-Maximilians-Universität durch Ehrenmitgliedschaft bzw. Ehrendoktorat geehrt worden.

Zum Abschluß meines allzu kurzen Überblicks über die Neotropis-Naturforscher des 19. Jahrhunderts bringe ich noch eine einfache Zeittafel:

A. v. Humboldt u. Bonpland (1800–04)
die Hyläa als Forschungsraum eröffnet

Joh. Bapt. Ritter v. Spix u. C. F. Martius (1817–20)
Pioniere systematischer Forschung

Ch. Darwin (1832) u. A. R. Wallace (1848)
die Neotropis wird zum Spielfeld großer Ideen

H. W. Bates (1848–59) u. F. Müller (1852–97)
Pioniere biologischer Beobachtung

H. v. Ihering (1880–1920) u. E. Goeldi (1884–1907)
Begründer autochthoner Biologie

Bemerkenswerte Zoologen unseres Jahrhunderts:

Steindachner, Eigenmann, Bluntschli, Carter u. Beadle, Fowler, Fontenele, Sawaya, v. Medem, Koepcke, Schubart, Marlier, Arlé, u. a. m.

In unserem Jahrhundert haben sich dann die Reise- und Lebensbedingungen auch im tropischen Südamerika für Forschungsreisende zusehends verbessert, so daß schon in den 20er Jahren dort die ersten bemerkenswerten *ökophysiologischen* Untersuchungen durchgeführt werden konnten. Sie betreffen charakteristischerweise *Fische*. Das Ökosystem des neotropischen Regenwaldes mit seiner einmaligen *Verschränkung von Wald- und Wasserlebensräumen* bietet ja bekanntlich auch einer unglaublich formenreichen *Fischfauna* die nötige Zahl an Nischen.

Die stark wechselnden Wasserstände und Sauerstoffverhältnisse in den vielen, zeitweise stagnierenden Gewässern des Amazonasgebietes und des Gran Chaco begünstigten die Entwicklung vieler Fischarten mit fakultativer oder gar obligatorischer Luftatmung. Die Engländer Carter und Beadle waren vor 1930 die ersten, die die Atmungsphysiologie solcher Fische vergleichend studiert haben. In unserer Zeit hat dann vor allem der norwegische Tierphysiologe Johansen (jetzt in Århus) mit seinen amerikanischen Kollegen diese Studien erweitert und methodisch vertieft. Ihm standen aber auch schon seit den 60er Jahren die perfekten Labormöglichkeiten des bekannten *Alpha-Helix*-Forschungsunternehmens zur Verfügung. Er studierte insbesondere Atmung und Kreislauf des südamerikanischen (von Natterer entdeckten) Lungenfisches *Lepidosirun*, des Zitteraals *Electrophorus* und des merkwürdigen Kiemenschlitzaals *Symbranchus*.

Später habe ich zusammen mit meiner Mainzer Kollegin Frau Prof. Dorn am INPA in Manaus auch den Blutkreislauf des obligatorisch luftatmenden Riesenosteoglossiden *Arapaima* studieren können: Dazu siehe Abb. 2 aus Naturwissenschaften **60**, 303 (1973).

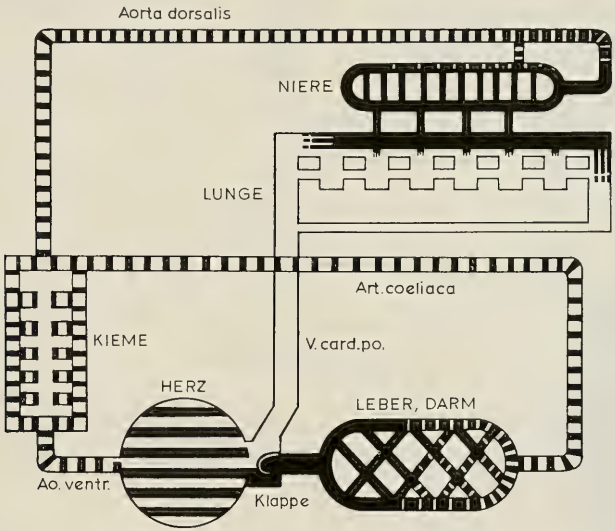


Abb. 2: Blutkreislauf von *Arapaima gigas*.

Die neotropische *Fischfauna* erscheint noch in einem anderen aktuellen physiologischen Aspekt besonders bemerkenswert; es ist das der *bioakustische*. Eine sehr große Zahl von Amazonas-Welsen und Salmlern sind lautbegabt, oft mit doppeltem Schallerzeugungsmechanismus ausgestattet und können natürlich auch hören. Auch für diesen spezifischen funktionellen Aspekt der Amazonas-Fischfauna gab es schon im vorigen Jahrhundert einen höchst bemerkenswerten zoologischen Forschungspionier, den Dänen Sörensen. Erst viel später habe ich wieder zusammen mit Frau Prof. Dorn, Mainz, einige weitere Fälle von „trommelnden" *Amazonasfischen* untersuchen und darstellen können: Dazu siehe Abb. 3 aus Naturwissenschaften **58**, 573 (1971).

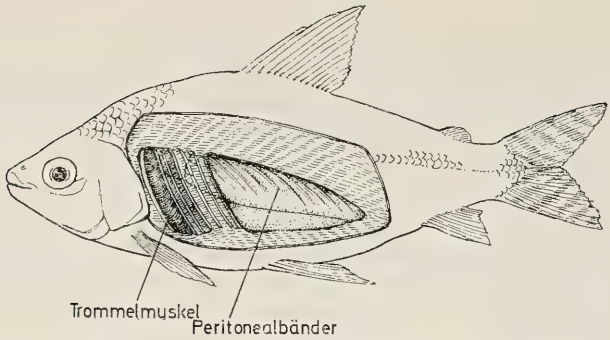
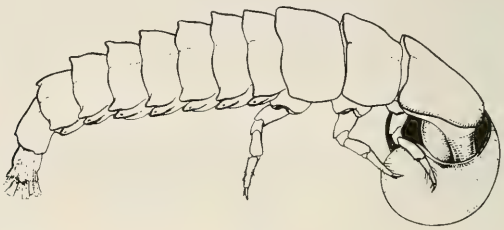
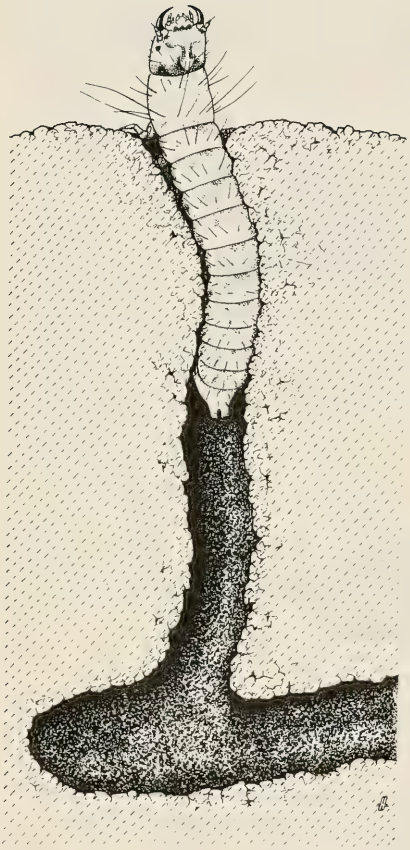


Abb. 3: Lage und Funktion des Trommelmuskels beim Jaraqui.



4a



4b

Abb. 4: a) Larve der schwimmrasenbewohnenden Lampyriden-Gattung *Aspidosoma,* die eine frisch geschlüpfte Jungschnecke von *Ampullarius* mit ihrem intermittierenden Licht angelockt hat und nun aussaugt. – b) Larve des Pyrophorinen *Hemirhipus* in Lauerstellung. Sie lockt mit ihrem hell leuchtenden Prothorax nächtlich fliegende Klein-Insekten an und schnappt sie mit den Mandibeln.

An den *Fischen* sind natürlich heute auch unsere *südamerikanischen Zoologie-Kollegen* besonders interessiert; denn Fisch wird dort sicher auch in Zukunft *die* wesentliche Eiweißquelle der Bevölkerung sein. So haben die Amazonasländer, allen voran Brasilien, schon seit Jahren sehr aktive *fischbiologische Institute und Stationen* in Betrieb. Derzeit werden z. B. am INPA in Manaus erfolgversprechende ernährungsbiologische Versuche mit einem der wichtigsten Speisefische, dem *Matrinchão (Brycon)*, durchgeführt, unter anderem auch von den Mitarbeitern SAINT-PAUL und WERDER aus dem früheren Arbeitskreis SIOLI's. Damit komme ich zu dem bedeutendsten *Pionier* der jüngeren Vergangenheit in der limnologischen Freilandforschung und fischbiologischen Grundlagenforschung am Amazonas, zu unserem hochverehrten Prof. SIOLI.

Limnologie, Zoologie und Fischereibiologie verdanken *ihm* und seinen Mitarbeitern die meisten der heute vom Amazonas bekannten *Basisdaten.* Ich freue mich, daß wir ihn als einen besonders würdigen Nachfahren von Spix hier begrüßen können. Ohne seine Initiative wären die vielen jüngeren Max-Planck-Mitarbeiter nicht nach Manaus gekommen, die uns inzwischen so viele interessante ökologische Studien aus dem Amazonasgebiet geliefert haben. Ich denke beispielsweise an die bemerkenswer-

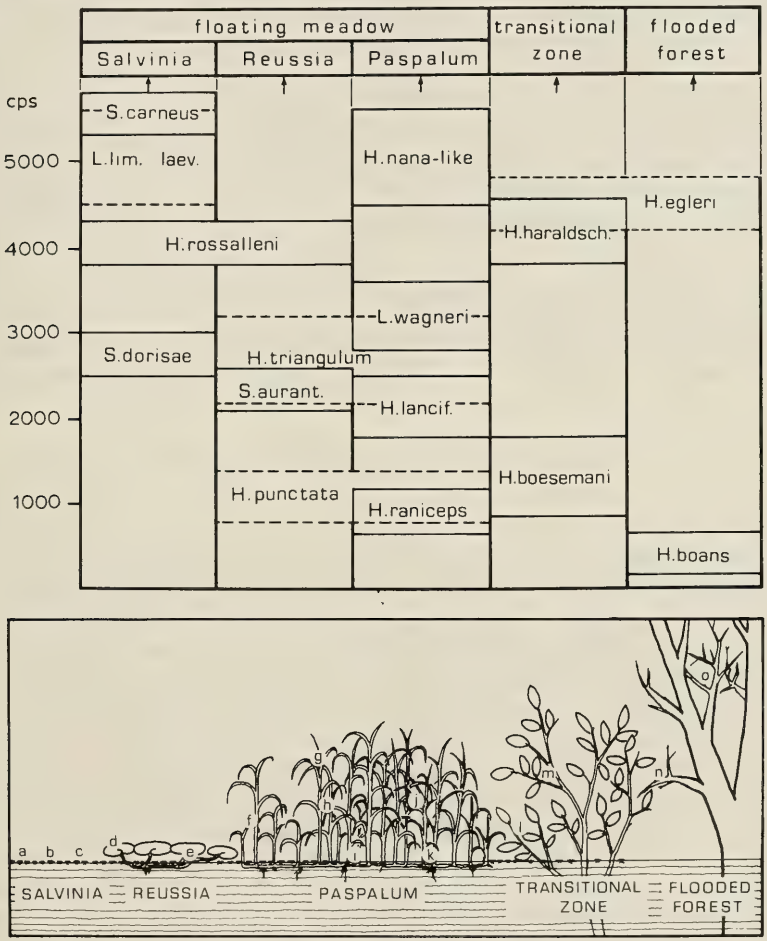


Abb. 5: a) Rufstandorte und dominierende Frequenzbereiche von 15 Anurenarten. – b) Rufstandorte von 15 Anurenarten (aus HÖDL, W. 1977: Call differences and calling site segregation in anomuran species from Central Amazonian floating meadows. – Oecologia (Berl.) **28**, 351–363.

ten Analysen, die noch in Plöner Diensten die Herren Junk, Irmler und Adis über die verschiedenen *Anpassungsphänomene im Amazonas-Überschwemmungswald (= Igapó)* und in den schwimmenden Wiesen der *Várzea* geliefert haben.

Auch *ich* habe dort in den letzten Jahren einige lustige kleine Studien an verschiedenen Faunenelementen machen können, und mein früherer Mitarbeiter, der jetzige Karlsruher Prof. Beck, hat wesentliche Befunde hinzugefügt: Dazu siehe Abb. 4a) und b); noch unveröffentlicht.

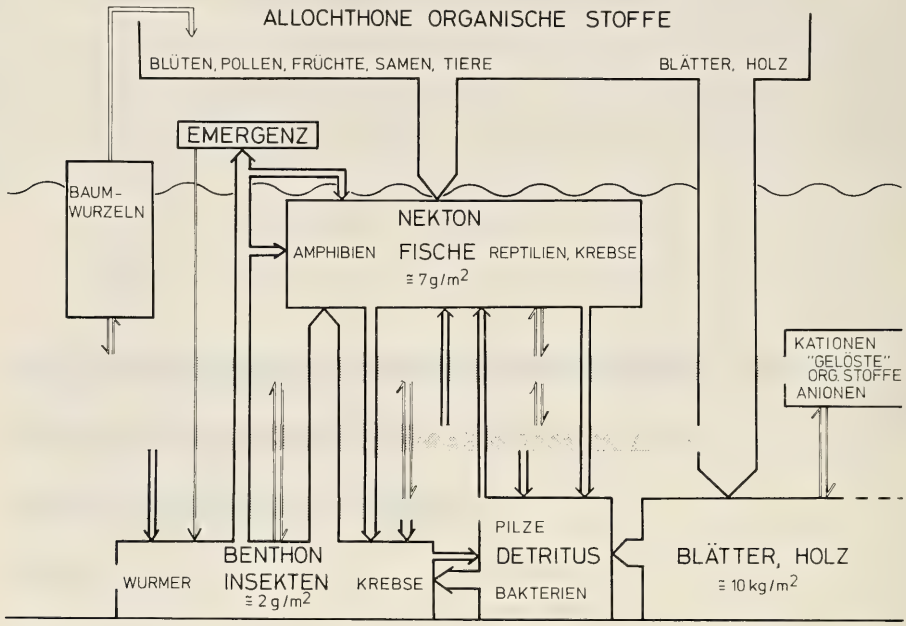


Abb. 6: Stoffkreislauf in einem Amazonas-Bach (nach Fittkau, E. J. 1982).

Neuerdings hat auch mein *Wiener* Mitarbeiter Dr. Hödl das überraschend feine räumliche und akustische *Einnischungsverhalten* der charakteristischen *Froscharten* im Übergangsbereich von den schwimmenden Wiesen zum Igapó aufgedeckt und vorbildlich analysiert: Dazu siehe Abb. 5a) und b) aus Oecologia **28,** 351–363 (1977). Hier hat W. Hödl gezeigt, wie sich die verschiedenen Frosch-Arten in den schwimmenden Wiesen und am Rande des „Igapó" räumlich und akustisch getrennt einnischen.

Übrigens wären alle diese biologischen Studien für uns Europäer und auch für unsere Kollegen aus den USA, aus Kanada und anderen Ländern nicht möglich, wenn wir nicht vor Ort die verständnisvolle und tatkräftige Unterstützung unserer südamerikanischen Kollegen und ihrer Institutionen hätten. Mit besonderer Dankbarkeit nenne ich – stellvertretend für andere Institutionen auch in anderen Ländern – das allseits bekannte INPA in Manaus und seine freundlichen Mitarbeiter.

Auch auf dem festen Lande, der in Südamerika sogenannten *Terra Firme,* sind die Zoologen in unserem Jahrhundert sehr fleißig gewesen. Wie schon zuvor gesagt, haben sie auch dort in breiter Front das gigantische Problem der *Artenfülle bei den Wirbellosen* in Angriff genommen. Viele der jüngeren Spezialisten begnügen sich aber nicht mehr mit bloßer Taxonomie. Sie befassen sich vielmehr mit den generellen Problemen der *Artbildung und Artendiversität* und studieren vor allem auch die Lebensbedingungen und Lebensleistungen der Tierwelt in ökologischer, physiologischer, ethologischer und produktionsbiologischer Sicht.

Wiederum nur beispielhaft nenne ich die US-Amerikaner Keits S. Brown jr. u. John Turner mit ihren schönen Monographien über die *Refugial- und Artbildungszentren* (im Pleistozän) sowie über die *Phänomene des Polymorphismus* bei verschiedenen Amazonas-Schmetterlingsgruppen. Oder ich nenne noch die schönen biologischen Studien des US-Amerikaners Edwin, O. Willis u. des Japaners Joshika Oniki über die *Formicariiden,* die sog. Ameisenvögel Südamerikas, die sich ja als kommensalische Begleiter der Wanderameisenzüge vielfach ganz an den Lebensrhythmus der Ecitons angepaßt haben. Von seinen fundamentalen Arbeiten über Systematik und Artbildung amazonischer *Vogelarten* wird ja Kollege J. Haffer morgen selbst berichten. Schließlich sei noch die jahrelange biologisch-soziologische Bearbeitung der *Brüllaffen in Pánama* durch den US-Amerikaner C. R. Carpenter (in den frühen 30er Jahren) als vorbildliches Beispiel einer solchen modernen monographischen Studie an neotropischen Tieren genannt. Sie und andere solche Studien zeigen übrigens, daß in der Neotropis noch viele kleine und auch große biologische Entdeckungsmöglichkeiten am Wege liegen.

Solche Entdeckungsmöglichkeiten bieten uns natürlich auch die Bewohner der höheren Etagen des neotropischen Urwaldes. Ich erinnere nur an die hübschen Studien des Mainzer Blütenbiologen St. Vogel über die insekten- und fledermausbestäubten Baumarten Amazoniens.

Und als bescheidenes Beispiel dafür, wie dort selbst an mehrfach begangenen Pfaden Neues noch auftauchen kann, möchte ich an meine Beobachtungen zum nächtlichen Beutefangverhalten der *Hemirhipus*-Larven in der Reserva Ducke erinnern: Dazu siehe Abb. 4b).

Als eines der *letzten* Ziele unserer *heutigen* zoologischen Bemühungen in der Neotropis gilt bekanntlich die *quantitative, energetisch exakte* Einordnung der Faunenelemente in das *Faktorengefüge des Gesamt-Ökosystems.* Auch dafür kann ich nur *ein* Beispiel für andere bringen. Es ist letzten Endes auch aus den Bemühungen der vorhin genannten alten und neuen Plöner Arbeitsgruppen hervorgegangen und stellt ein *Diagramm von Kollegen* Fittkau dar, das die komplexen Zusammenhänge in einem *Amazonasbach* aufzeigt: (siehe Abb. 6).

Aber gerade dieses Diagramm macht in seiner überwiegend qualitativen Darstellungsform auch deutlich, wie weit die moderne zoologische und ökologische Forschung im tropischen Südamerika doch noch von ihrem letzten systemanalytischen Endziel (nämlich von dem entsprechenden *quantitativen Energieflußdiagramm)* entfernt ist.

Meine sehr verehrten Damen und Herren!

Das Bild, das ich Ihnen von der zoologischen Forschung in Südamerika nach Spix zeichnen sollte, konnte nur eine subjektiv hingeworfene Skizze werden. Ich habe mich aber bemüht, zu zeigen, daß es ein sehr farbiges Gemälde werden würde, wenn man auch nur die wichtigsten Aspekte einfließen ließe. Ich glaube schon, *auch Spix* wäre zufrieden, wenn er sehen könnte, was alles seine Nachfolger dort inzwischen in der Zoologie getrieben haben.

Andererseits könnte ich mir aber auch vorstellen, daß er erschüttert wäre, wenn er heute noch einmal seine Reise bis Tabatinga und Barcelos machen würde. Wieviel Natur und Kultur würde er da schon vermissen! Wir sollten bei aller Faszination, die uns Naturforschern aus der bloßen, absichtslosen Befassung mit den großen und kleinen Dingen der Natur erwächst, nicht vergessen, daß auch unser scheinbar zweckfreies Tun dem Bemühen zu dienen hat, unser aller Mitmenschen Verständnis für den inneren Zusammenhang *aller* Dinge in der Natur, und das heißt also auch für die Zusammengehörigkeit *des Menschen mit der Natur* zu wecken und zu fördern.

A. v. Humboldt, Spix, Martius und ihre Zeitgenossen haben *ihrer* noch *engeren* Welt das Tor zur Natur Südamerikas geöffnet. Wollen wir ihr Werk nun wirklich wirksam würdigen und weiterführen, dann können unsere *Worte und Reden* hier *nicht* genügen. Dann müssen wir hinaus und die nun erschlossene Natur nicht nur weiter enträtseln, sondern auch *bewahren* helfen! Ich meine, ein solcher selbstloser, aber energischer Einsatz und Kampf für die Erhaltung der bedrohten neotropischen Lebensräume in Südamerika, ihrer *Pflanzen, Tiere und Menschen, das* wäre die beste und wirksamste Art, große Vorbilder wie unseren **Johann Baptist Ritter von Spix** tatsächlich fortdauernd zu ehren.

In *seinem* Sinne müssen wir zusammen mit unseren südamerikanischen Kollegen die neotropische Natur weiter erforschen, aber auch *dazu* beitragen, daß sie in ihrer Eigenart und Einmaligkeit ihren angestammten künftigen Bewohnern erhalten bleibt.

Anschriftt des Autors:
Prof. Dr. F. Schaller,
Institut für Zoologie der Universität,
Althanstr. 14, A-1090 Wien

Staats-Ministerium des Königl. Hauses und des Aeußern.
Auf Seiner Majestät des Königs allerhöchsten Befehl.

Die beiden Reisenden, Akademiker Spix und Martius meldeten in einem Berichte aus Para vom 21t August vorigen Jahres, daß sie am folgenden Tage ihre letzte amerikanische Reise in das Innere antreten und flußaufwärts gehen wollten, dann die Rückreise flußabwärts zu machen gedächten, auf diese Reise etwa 4 Monate rechneten und gegen das Ende des Dezembers 1819 wieder nach Para zurückzukommen willens wären.

Da seit dieser Zeit keine weiteren Nachrichten von denselben dahier eingetroffen sind, so erhält der Gesandte Freyherr v. Stainlein den Befehl, die K. K. Staatskanzley angelegentlich zu ersuchen, durch die k. österreichische Gesandtschaft in Rio-Janeiro über den Erfolg der in das Innere des Landes von diesen beiden Gelehrten im Monate August v. J. unternomenen Reise Erkundigung einziehen zu wollen, und im Falle ihnen irgend ein Hinderniß, oder ein Unfall zugestoßen seyn sollte, das von ihnen Gesammelte und ihnen Angehörige durch die Gesandtschaft gefällig in Empfang nehmen zu lassen. München 29te März 1820

G. v. Rechberg

Exped. 12/7.20

An
den K. Gesandten Freyherr
v. Steinlein
in Wien
Die akademischen Reisenden in Brasilien Dr. Spix und Dr. Martius betr.

Durch den Minister
der General-Sekretär
v. Baumüller

Quelle: Bayerisches Hauptstaatsarchiv München

2848

N. 325. Beil. 9 Bo.

Staats-Ministerium des Königl. Hauses und des Aeussern.

Auf Seiner Majestät des Königs allerhöchsten Befehl.

Die beiden Reisenden, Akademiker Spix und Martius, waren in einem Briefe aus Para vom 21. August d. J. ihren Vorsatz, am folgenden Tage ihre letzte amerikanische Reise in das Innere unternehmen und ausführen zu wollen, dann die Rückreise Anfangs November zu machen gedachten, auf diese Reise etwa 8 Monate verwenden und gegen das Ende des Dezember 1819 wieder nach Para zurückkommen wollen.

Da seit dieser Zeit keine weitere Nachrichten von denselben dahin eingelaufen sind, so erhielt der Gesandte Freyherr v. Stralenau den Befehl, die k. k. österreichische Gesandtschaft in Rio Janeiro über den Erfolg der in das Innere des Landes von diesen beiden Gelehrten im Monate August v. J. unternommenen Reise Erkundigung einziehen zu wollen, und im Falle ihnen irgend ein Widriges oder ein Unfall zugestossen seyn sollte, das nöthige Ihnen, Familienglieder und ihren Angehörigen durch die Gesandtschaft gefällig in Empfang nehmen zu lassen. München, am 29. May 1820.

Gr. Rechberg

Note an die k. k. Gesandtschaft Exp. 12/7 20

Den k. k. Gesandten Freyherrn v. Stralenau in Rio
die akademischen Reisenden in Brasilien Dr. Spix und Dr. Martius betr.

Auf den Minister des Innern Exkmatär

SPIXIANA	Supplement 9	117–166	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Ergebnisse moderner ornithologischer Forschung im tropischen Amerika

Eine Übersicht*)

Von **Jürgen Haffer**

Abstract
Einleitung
Ornithologische Exploration
Ornithogeographie
Verbreitung und Vorkommen
Ornithogeographische Analysen, Artentstehung, Evolution
Geologische Fragmentationsvorgänge
Verbreitungsmuster neotropischer Vögel
Tieflandvögel
Gebirgsvögel
Vergleich biogeographischer und geowissenschaftlicher Aspekte
Systematik neotropischer Vögel
Ökologie und Lebensweise neotropischer Vögel
Studien über einzelne Arten
Fruchtfressen
Vogelgemeinschaften
Populationsdynamik
Gemischte Vogeltrupps
Arena-Balz
Co-Evolution von Vögeln mit anderen Organismen
Jahreszyklen
Wanderungen
Schlußwort und Hinweise auf offene Fragenkomplexe
Literatur

*) Erweiterte Fassung eines am 21. November 1981 in der Zoologischen Staatssammlung, München, gehaltenen Vortrages. Die Arbeit ist gewidmet dem Andenken an Dr. Eugene Eisenmann (1906–1981, vormals American Museum of Natural History, New York), dessen stete Hilfsbereitschaft und fundierte Ratschläge dem Verfasser bei seiner Arbeit im tropischen Amerika oft zugute kamen.

Abstract

Results of modern ornithological research in tropical America
A review

Much ornithological research in tropical America is being carried out in traditional fields such as systematics and biogeography; the problems of bird speciation in the lowlands and mountains are analysed in a historical framework. New questions are posed and pursued through detailed ecological and ethological studies in the field. Ornithologists participate, on the basis of data from South America, in discussions on different subjects of general biological significance such as, e. g., aspects of vicariance and dispersal biogeography, the separation of ecological and historical (geological) factors of tropical species richness, the composition of bird communities of different tropical habitats, the analysis of arena systems, of mixed bird parties and other sociobiological behavior patterns and the population dynamics of tropical species.

Open problems inviting future research include:

1) The maintenance of parapatric contact zones between bird species whose ranges are in contact without overlap in ecologically fairly uniform regions. The details of competitive behavior of these species along the contact zones are poorly understood as are the historical or ecological factors that determine the geographic location of the contact zones and prevent sympatry of these species.

2) The frequency of superspecies in the avifauna of tropical America. The preparation of ornithogeographical atlases would be particularly revealing.

3) The significance of interspecific competition as a factor in an interpretation of extant distribution patterns and the composition of local bird communities in tropical America.

4) The annual mortality of nests and adults and the role of predators in undisturbed rainforests as a key factor for an understanding of the population dynamics of tropical bird species.

5) Factors determining the annual cycle of Amazon forest birds.

6) Relations between northern migrants and tropical residents.

7) The fossil history of tropical American birds is poorly known. CAMPBELL (1976, 1979) published some data on the Pleistocene avifaunas near the Pacific coast of Ecuador and Peru. Hopefully, fossil bird faunas will be encountered and studied also in the Amazon lowlands east of the Andes.

In view of the rapid destruction of tropical forests it is questionable whether a complete registration of the Neotropical faunas and a solution of the numerous open problems will be possible. Portions of the magnificent tropical biotas may be preserved in nature reserves being established in various countries of South America; however, time grows short to study faunas inhabiting undisturbed neotropical forests.

Einleitung

Mittel- und Südamerika sind mit rund 3300 Arten der „Kontinent der Vögel". Die unermeßlichen Tieflandwälder und die komplexen Lebensräume der Gebirge unter tropischem Klima ermöglichen die Existenz des reichen Vogellebens der Neotropischen Region. Die Verbreitung der Vögel und einiger Schmetterlingsgruppen ist im Vergleich zu der anderer Tiergruppen tropischer Breiten vergleichsweise gut bekannt, weil seit über hundert Jahren viele Naturforscher reiches Material auch aus entlegenen Regionen zusammengetragen haben. Dennoch gibt es Gebiete in Amazonien und entlang den Anden, die ornithologisch auch heute noch wenig erforscht sind. Über die Nistgewohnheiten, das Verhalten, die zwischenartlichen Beziehungen, die Populationsdichte und -dynamik, Jahreszyklen und Wanderungen neotropischer Vögel sind Einzelheiten nur für wenige Arten bekannt, obwohl viele wichtige Daten während der letzten Jahrzehnte gesammelt wurden.

Die meisten diesbezüglichen Veröffentlichungen sind im weit verzweigten amerikanischen Schrifttum erschienen und deshalb in Europa nur teilweise bekannt. Es wird im folgenden der Versuch unternommen, die wichtigsten Ergebnisse der modernen ornithologischen Forschung im tropischen Amerika in einer thematischen Übersicht darzustellen unter Betonung ihrer allgemeinen biologischen Be-

deutung. Dabei konnte ich einen kurzen Artikel von D. Snow (1980 a) mit ähnlicher Zielsetzung als Ausgangspunkt meiner Studie benutzen. Die zahlreichen taxonomischen Arbeiten zur subspezifischen Gliederung neotropischer Arten sowie kurze Beiträge zur Faunistik und zu anderen Themen bleiben unberücksichtigt, so daß keineswegs Vollständigkeit in der Auflistung aller neueren Veröffentlichungen angestrebt wird. In geographischer Hinsicht beschränke ich mich im wesentlichen auf die Vogelfauna der tropischen Teile von Mittel- und Südamerika unter Ausschluß der Gebiete von Mexiko und Guatemala im Norden sowie von Paraguay, Uruguay, Argentinien und Chile im Süden.

An den Beginn dieser Übersicht stelle ich ein Kapitel über die ornithologische Exploration des tropischen Südamerika, die zur Zeit der Reise von Johann Baptist von Spix in ihren Anfängen stand und auch heute noch keineswegs abgeschlossen ist.

Ornithologische Exploration

Von den biologischen Forschungsreisen des vorigen Jahrhunderts in das tropische Südamerika war die Expedition unter der gemeinsamen Führung des Zoologen J. B. von Spix und des Botanikers C. F. von Martius während der Jahre 1817–1820 besonders bedeutungsvoll, weil sie neben Berichten aus Südost-Brasilien erstmalig ausführliche Nachrichten und reiches Material auch aus weiten Teilen der Regenwälder Amazoniens zur Kenntnis der Wissenschaft brachte. Vor J. B. von Spix hatten nur Alexander R. Ferreira (1783–1793) und F. W. Sieber (1801–1812) in einigen begrenzten Gebieten Amazoniens Vögel gesammelt, deren spätere Bearbeitung in Europa jedoch nur unvollständig blieb (Stresemann 1950). Demgegenüber hat Spix das von ihm zusammengetragene Balgmaterial gleich nach der Rückkehr aus Brasilien ausführlich beschrieben und auch z. T. illustrieren lassen (Spix 1824–1825). Durch Hellmayr's (1906) sorgfältige Revision der noch heute in München erhaltenen Typen aus der Spix'schen Vogelsammlung konnten manche Unklarheiten behoben und damit die gesamten ornithologischen Ergebnisse der damaligen Forschungsreise wissenschaftlich genutzt werden.

J. B. von Spix bereiste auch Südost-Brasilien, wo vor und gleichzeitig mit ihm neben anderen Forschern Maximilian, Prinz zu Wied-Neuwied (1815–17), G. W. Freyreiss (1813–1825), F. Sellow (1814–1831), J. Natterer (1817–1824) und A. de St. Hilaire (1816–1822) zoologische Sammlungen anlegten. Der Österreicher Johann Natterer sammelte anschließend an seine Tätigkeit in Südost-Brasilien auch in weiten Gebieten Amazoniens (1825–1835) mit hervorragendem Erfolg. Die Bearbeitung seines ornithologischen Materials besorgte nach Natterers Tod A. von Pelzeln (1868–1870) erst wesentlich später, so daß die Spix'schen Daten für lange Zeit nahezu die einzigen Angaben zur Ornithologie Amazoniens blieben.

Zahlreiche Forschungsreisende und Berufssammler trugen im weiteren Verlauf des vorigen und in der ersten Hälfte dieses Jahrhunderts ein riesiges Balgmaterial aus den Tropen der Neuen Welt zusammen, das in den Archiven der Museen von Europa, Südamerika und Nordamerika bearbeitet wurde und zu einer vergleichsweise recht guten, aber noch immer nur groben Kenntnis der Verbreitung und Taxonomie der Vogelarten im tropischen Südamerika führte (kurze historische Übersicht bei Haffer 1974). Die Ergebnisse wurden in dem vielbändigen „Catalogue of Birds of the Americas" (1918–1949) zusammengefaßt, der – vorwiegend von C. E. Hellmayr erstellt – noch heute als Ausgangsbasis für zahlreiche ornithologische Arbeiten dient. Nach dem 2. Weltkrieg verschob sich das Schwergewicht der Forschung zunehmend auf Detailuntersuchungen zur Ökologie und Brutbiologie von einzelnen Vogelarten und auf Populationsstudien, wofür inzwischen eingerichtete Forschungsinstitute als Arbeitsbasis im Gelände dienten (z. B. Finca La Selva, Costa Rica; Rancho Grande, Venezuela; Punta Betín, Colombia; Palenque, Peru; Arima Valley, Trinidad). Die ornithologische Durchforschung entlegener Teile Südamerikas wurde in den letzten Jahrzehnten weiterhin erfolgreich fortgesetzt, vielfach durch Sammler nationaler Museen und Institute. Auch heute ist jedoch die Erfassung der schier unerschöpflichen neotropischen Avifauna noch keineswegs abgeschlossen, wie die folgenden Übersichten zeigen:

1. Vogelarten beschrieben von Südamerika außerhalb Perus während der Jahre 1951–1981[1]):

Enten: *Tachyeres leucocephalus* Humphrey & Thompson 1981; Taucher: *Podiceps gallardoi* Rumboll 1974; Geier: *Cathartes melambrotus* Wetmore 1964; Fasanenartige: *Odontophorus dialeucus* Wetmore 1963; Möwen: *Larus atlanticus* Olrog 1958[2]); Segler: *Cypseloides phelpsi* Collins 1972, *Cypseloides lemosi* Eisenmann & Lehmann 1962; Kolibris: *Threnetes grzimeki* Ruschi 1973, *Phaethornis margarettae* Ruschi 1972, *Phaethornis nigrirostris* Ruschi 1973, *Phaethornis maranhoensis* Grantsau 1968, *Eriocnemis mirabilis* De Schauensee 1967, *Amazilia distans* Wetmore & Phelps 1956; Töpfervögel: *Cinclodes pabsti* Sick 1969[3]), *Cinclodes olrogi* Nores & Yzurieta 1979, *Philydor hylobius* Wetmore & Phelps 1956; Ameisenvögel: *Phlegopsis barringeri* De Schauensee 1951[4]), *Grallaria chthonia* Wetmore & Phelps 1956; Bürzelstelzer: *Scytalopus novacapitalis* Sick 1958[5]), *Merulaxis stresemanni* Sick 1960; Schmuckvögel: *Tijuca condita* Snow 1980; Schnurrvögel: *Pipra vilasboasi* Sick 1959; Fliegenschnäpper: *Contopus albogularis* (Berlioz 1962), *Serpophaga griseiceps* Berlioz 1959; Zuckervögel: *Conirostrum tamarugensis* Johnson & Millie 1972; Finken: *Sporophila zelechi* Narosky 1977[6]).

2. Vogelarten beschrieben von Peru während der Jahre 1951–1981[7]):

Eulen: *Xenoglaux loweryi* O'Neill & Graves 1977, *Otus marshalli* Weske & Terborgh 1981, *Otus* n. sp.[8]); Kolibris: *Phaethornis koepckeae* Weske & Terborgh 1977, *Heliangelus regalis* Fitzpatrick, Willard & Terborgh 1979, *Metallura odomae* Graves 1980; Spechte: *Picumnus subtilis* Stager 1968; Töpfervögel: *Synallaxis courseni* Blake 1971, *Synallaxis zimmeri* Koepcke 1957; *Asthenes cactorum* Koepcke 1959; Ameisenvögel *Cymbilaimus sanctaemariae* Gyldenstolpe 1941[9]), *Cercomacra* n. sp.[8]), *Formicarius rufifrons* Blake 1957, *Grallaricula* n. sp.[8]), *Grallaria eludens* Lowery & O'Neill 1969, *Grallaria* n. sp.[8]); Schmuckvögel: *Conioptilon mcilhennyi* Lowery & O'Neill 1966, *Zaratornis stresemanni* Koepcke 1954; Fliegenschnäpper: *Poecilotriccus albifacies* (Blake 1959[10]), *Pogonotriccus* n. sp.[8]), *Idioptilon cinnamomeipectus* (Fitzpatrick & O'Neill 1979); Zaunkönige: *Henicorhina leucoptera* Fitzpatrick, Terborgh & Willard 1977, *Thryothorus* n. sp.[8]); Stärlinge: *Cacicus koepckeae* Lowery & O'Neill 1965, *Agelaius xanthophtalmus* Short 1969; Zuckervögel (?): *Nephelornis oneilli* Lowery & Tallman 1976; Tangare: *Tangara* n. sp.[8]), *Hemispingus parodii* Weske & Terborgh 1974, *Hemispingus rufosuperciliaris* Blake & Hocking 1974, *Buthraupis aureodorsalis* Blake & Hocking 1974, *Wetmorethraupis sterrhopteron* Lowery & O'Neill 1964; Finken: *Incaspiza ortizi* Zimmer 1952.

Anmerkungen zu den beiden Listen neuerer Arten:

[1]) Weitere Namen aus diesem Zeitraum, die Synonyma sind oder sich auf Hybriden gründen, sowie neue Taxa, die als konspezifisch mit früher benannten Arten angesehen werden, sind:

Threnetes loehkeni Grantsau 1969 = *T. leucurus loehkeni;* siehe Novaes (Publ. Av. Mus. Goeldi 25, 1974) und Pinto 1978. – *Augasma cyaneo-beryllina* Berlioz 1965 species *inquirenda* (siehe MAYR 1971; = wahrscheinlich Hybriden). – *Picumnus fulvescens* Stager 1961 = *P. limae fulvescens*. – *Pipra obscura* Sick 1959 = Weibchen von *P. vilasboasi* (siehe SNOW 1979). – *Knipolegus subflammulatus* Berlioz 1959 = *K. signatus cabanisi* (siehe MAYR 1971 und TRAYLOR 1979 b). – *Tyranniscus australis* Olrog & Contino 1966 = *Phyllomyias sclateri* (siehe TRAYLOR 1979 b). – *Serpophaga berliozi* Dorst 1957 = *Myiopagis g. gaimardii* (siehe MAYR 1971). – *Hylophilus puellus* Mees 1974 = wahrscheinlich *Terenura callinota*. J. FARRAND (briefl.) und G. F. MEES (briefl.) vermuten, daß der Typus von „*puellus*" ein Exemplar von *T. callinota* ist. – *Schizoeaca perijana* Phelps 1977 = *Sch. fuliginosa perijana*. – *Threnetes cristinae* Ruschi 1975 = *T. leucurus loehkeni*. – *Threnetes grzimeki* Ruschi 1973 = ? *Glaucis hirsuta* (siehe MAYR & VUILLENMIER, J. Ornith. **124,** 1983).

[2]) Als Subspezies von *Larus belcheri* beschrieben; siehe jedoch DEVILLERS (1977).

[3]) PINTO (1978) hält es für möglich, daß diese Form nur eine Subspezies des weit verbreiteten *C. fuscus* ist.

[4]) Das einzige bekannte Exemplar sieht WILLIS (1979 c) als Hybrid zwischen *P. erythroptera* und *P. nigromaculata* an.

[5]) Als Subspezies von *S. indigoticus* beschrieben; siehe jedoch SICK (1960).

[6]) WOLTERS (Die Vogelarten der Erde, Lief. 6, 1980) vermutet, daß sich dieser Name möglicherweise auf Hybriden zwischen *Sporophila palustris* und *S. cinnamomea* bezieht.

[7]) Weitere Namen aus diesem Zeitraum, die als Synonyma ungültig sind:
Megaxenops ferrugineus Berlioz 1966 = *Simoxenops ucayalae* (Chapman 1928); siehe DE SCHAUENSEE 1966: 260, TERBORGH et al. 1982. – *Percnostola macrolopha* Berlioz 1966 = *P. lophotes* Hellmayr & Seilern 1914; siehe PARKER (1982), TERBORGH et al. 1982.

Während der letzten 30 Jahre (1951–1981) wurden aus Südamerika neben vielen neu beschriebenen Unterarten (auf die hier nicht näher eingegangen wird) eine unerwartet große Zahl neuer Spezies bekannt, nämlich insgesamt 50 Arten, von denen 24 Arten allein aus Peru beschrieben wurden. Dazu kommen 7 weitere peruanische Arten, die kürzlich entdeckt wurden, deren Namen und Beschreibung aber noch nicht veröffentlicht sind (s. oben). In Peru führten zunächst in den fünfziger Jahren die Untersuchungen von Maria Koepcke zur Entdeckung einiger Arten auf der pazifischen Seite der Anden und wurden gefolgt von den noch laufenden detaillierten Geländestudien vor allem des Museum of Zoology der Louisiana-Universität (J. Lowery, J. O'Neill und Mitarbeiter, Baton Rouge), und des Field Museum of Natural History (E. R. Blake, J. W. Fitzpatrick und Mitarbeiter, Chicago). Einige der auffälligen neuen Arten sind mit einer Anzahl anderer Formen endemisch für ein relativ kleines Gebiet im Regenwald des Amazonas-Tieflandes von Südost-Peru *(Grallaria eludens, Formicarius rufifrons, Conioptilon mcilhennyi, Cacicus koepckeae).* Die meisten neuen Arten aus Peru wurden jedoch in den Anden entdeckt, wo sie wahrscheinlich räumlich begrenzte Vorkommen besitzen – in Nebelwäldern mittlerer Berglagen, in wenig zugänglichen Habitaten nahe der Baumgrenze und auf isolierten Bergzügen am Rande des Anden-Gebirges. In isolierten randlichen Bergketten konnten reliktäre Populationen möglicherweise wegen reduzierter interspezifischer Konkurrenz überdauern und zu neuen Arten differenzieren (Fitzpatrick 1976).

Nur wenige der neuen Arten sind die peruanischen Vertreter (Allospezies) weit verbreiteter Superspezies; die meisten neuen Arten sind selbständige („unabhängige") Arten ohne nahe Verwandte. 5 Arten stehen taxonomisch so isoliert, daß sie eigenen (monotypischen) Genera zugeordnet wurden *(Xenoglaux*[11]*), Conioptilon, Zaratornis, Nephelornis, Wetmorethraupis).* Die feuchttropischen Anden erreichen ihre größte Breite und topographisch-ökologische Komplexität in Peru, was die relativ große Zahl neuer Arten erklären mag, die bei der heutigen detaillierten Durchforschung auch entlegener und mehr oder weniger isolierter andiner Habitate gefunden wurden und werden. Die Annahme der Existenz einer älteren Reliktfauna in Peru, deren Vertreter in anderen Teilen der Neotropis ausgestorben seien (Snow 1980 a), erscheint daher nicht nötig. Es ist zu erwarten, daß bei der genauen ornithologischen Untersuchung auch anderer Teile der weniger breiten feuchttropischen Anden noch einige neue Arten entdeckt werden, wenn auch wahrscheinlich in einer gegenüber Peru relativ kleineren Zahl.

Auch die 26 Vogelarten, die in den letzten drei Jahrzehnten von anderen Teilen Südamerikas außerhalb von Peru beschrieben wurden, besitzen aus unterschiedlichen Gründen wahrscheinlich sehr begrenzte Areale und wurden deshalb so lange übersehen. Sicher gibt es noch weitere solcher Arten in den ausgedehnten Tiefländern der Neotropis, weshalb die Zeit der Entdeckung neuer Spezies in Südamerika noch keineswegs vorbei ist.

Von einer ganzen Anzahl weiterer neotropischer Vögel ist kaum mehr bekannt als ihr vor Jahrzehnten veröffentlichter Name und die Beschreibung der Typus-Exemplare, wie z. B. die Cayenne-

---

[8]) Beschreibung durch verschiedene Autoren in Vorbereitung (J. P. O'Neill und J. W. Fitzpatrick, pers. Mitt.) Von diesen 7 neuen Vogelarten aus Peru wurde *Grallaria carrikeri* Schulenberg & Williams (Wils. Bull. **94:** 105–113, 1982) als erste kürzlich beschrieben; gefolgt von *Grallaricula ochraceifrons* Graves, O'Neill & Parker (Wilson Bull. **95,** 1983, 1–6).

[9]) Als Subspezies von *C. lineatus* beschrieben; siehe jedoch Pierpont & Fitzpatrick (1983).

[10]) Fitzpatrick (1976) hatte *Todirostrum albifacies* Blake mit *T. tricolor* Berla vom Rio Madeira synonymisiert und dieses Taxon als konspezifisch mit *T. capitale* Sclater von Ost-Ekuador angesehen. An Hand weiteren Materials faßt J. Fitzpatrick (pers. Mitt.) diese seltenen Fliegenschnäpper nunmehr zusammen als eine Superspezies auf mit Vertretern in Ost-Ekuador *(capitale),* Ost-Peru *(albifacies)* und West-Brasilien *(tricolor)* und vereinigt diese Arten generisch, Traylor (1977, 1979 b) folgend, mit den Arten *Taeniotriccus andrei* und *Poecilotriccus ruficeps* unter *Poecilotriccus.*

[11]) Wolters (Die Vogelarten der Erde, Lief. 6, 1980) reiht die Art *loweryi* allerdings in die Gattung *Glaucidium* ein.

Nachtschwalbe *Caprimulgus maculosus,* einige heimlich lebende terrestrische Ameisenvögel der Andenwälder *(Grallaria chthonia, G. alleni, G. milleri),* sowie mehrere Furnariiden, Formicariiden und Tyrannen-Fliegenschnäpper Amazoniens *(Thripophaga cherriei, Thamnophilus praecox, Myrmeciza disjuncta, M. stictothorax, Idioptilon aenigma, Todirostrum senex).* Es ist zu erwarten, daß die weitere ornithologische Forschung Aufklärung über die Lebensweise und die systematischen Beziehungen der genannten Arten bringen wird, wie z. B. im Falle der andinen Kaiserbekassine *(Gallinago imperialis),* die hundert Jahre lang nur nach der Beschreibung von 2 Bälgen ohne genaue Herkunftsangaben bekannt war und die jetzt im feuchten Hochgebirge der peruanischen Anden nahe der Baumgrenze wiederentdeckt wurde (Terborgh & Weske 1972). Eine kleine Population des Weißschwingen-Guan *(Penelope albipennis),* der seit der Beschreibung vor über 100 Jahren nur nach drei Exemplaren bekannt war und als ausgestorben galt, wurde in Trockenwäldern Nordwest-Perus erst im Jahre 1977 wieder aufgefunden (Williams 1980). Ähnliches gilt für den blauen Ara-Papagei *Anodorhynchus leari,* den man nur von wenigen Exemplaren aus dem Tierhandel kannte und den Sick (1979 b, Sick & Teixeira 1980) nun erstmalig in freier Wildbahn in Nordost-Brasilien aufspürte, wo diese Art ein sehr begrenztes Areal besitzt.

Die Avifauna der schmalen Landenge von Mittelamerika ist im Gegensatz zu derjenigen Südamerikas wahrscheinlich vollständig erfaßt. In den letzten 30 Jahren wurden nur drei Taxa als neue Arten beschrieben, die jedoch als konspezifische geographische Vertreter (Subspezies) weit verbreiteter Arten anzusehen sind: *Amazilia tzacatl handleyi, Eupherusa poliocerca cyanophrys, Sporophila schistacea subconcolor* (siehe Mayr 1971). In einem weiteren Falle wurde eine früher als Subspezies angesehene Form nunmehr als selbständige biologische Art in Mittelamerika ermittelt *(Tyrannus couchii;* siehe Traylor 1979 a).

Ornithogeographie

Verbreitung und Vorkommen.

Aufgrund der vervollständigten Kenntnis über die geographische Verbreitung und das ökologische Vorkommen neotropischer Vögel wurden in den letzten zwei Jahrzehnten in erfreulich großer Zahl regionale Kataloge, Landesfaunen, illustrierte Übersichten, Feldführer und Handbücher veröffentlicht, deren Ausarbeitung nicht zuletzt angeregt und gefördert wurde und wird durch die rasch zunehmende ornithologische Reisetätigkeit im Rahmen des weltweit wachsenden Tourismus. Durch die Verarbeitung des ausgedehnten speziellen Schrifttums vermitteln diese regionalen Buchveröffentlichungen den jeweiligen Kenntnisstand und regen Besucher und einheimische Ornithologen zu Studien an, wofür früher keine illustrierten Feldführer vorhanden waren. Dieser Umstand ist wahrscheinlich die Ursache dafür, daß der Beitrag nicht-professioneller Ornithologen zur Erforschung der südamerikanischen Avifauna im Gegensatz zur Situation im tropischen Afrika bisher so gering war (Snow 1980). Diese Situation hat sich jedoch schon in letzter Zeit zu ändern begonnen.

Illustrierte ornithologische Führer für ganz Südamerika veröffentlichten Olrog (1968) und de Schauensee (1970), für einzelne Länder de Schauensee (1964, Colombia), de Schauensee & Phelps (1978, Venezuela), Snyder (1966, Guyana), Haverschmidt (1968, Surinam), Ffrench (1973, Trinidad), Johnson (1965–1967, Chile), Frisch (1981, Brasilien), Olrog (1959, Argentinien), und Koepcke (1963–1971, 1970, Peru). Mit Interesse wird das Erscheinen der in Vorbereitung befindlichen Bücher über die Avifaunen von Peru (O'Neill) und Brasilien (Sick) erwartet. Gute Feldführer stehen nunmehr auch für das nördliche und südliche Mittelamerika zur Verfügung (Edwards 1972, Peterson & Chalif 1973, Land 1970, Ridgeley 1976); das Buch von Davis (1972) über die Avifauna ganz Mittelamerikas ist wegen der eigenwilligen Taxonomie trotz der guten Farbtafeln mit Vorsicht zu benutzen. Sammlungen hervorragender Farbfotographien neotropischer Vögel hat Dunning (1970, 1982) veröffentlicht.

Das „Manual of Neotropical Birds" (Blake 1977), von dem bisher der erste Band erschienen ist, wird ein Standardwerk zur Beschreibung, Verbreitung und Taxonomie neotropischer Vögel; Daten

zur Biologie, Ökologie und zum Verhalten der einzelnen Arten sind darin jedoch nicht zusammengefaßt, sondern nur Hinweise auf wichtige Veröffentlichungen zu diesen Themen.

Neben zahlreichen lokalen Artenverzeichnissen und Sammlungslisten sind außerdem regionale Kataloge und Handbücher mit wichtigen Verbreitungsangaben und z. T. auch kurzen allgemeinen ökologischen Angaben erschienen für Mittelamerika (Eisenmann 1955), Südamerika (de Schauensee 1966), Kolumbien (de Schauensee 1948–1952), Venezuela (Phelps & Phelps 1950, 1958, 1963), Surinam (Haverschmidt 1955), Peru (Parker et. al. 1978), Ekuador (Butler 1979), Brasilien (Pinto 1938, 1944, 1978), Uruguay (Cuello & Gerzenstein 1962, Gore & Gepp 1978). Neuere regionale Handbücher für Teilgebiete von Mittelamerika sind die von Russell (1964) für British Honduras, Monroe (1968) für Honduras, Slud (1964) für Costa Rica und Wetmore (1965-1972) für Panama. In diesem Zusammenhang ist auch die Reihe der äußerst nützlichen ornithologischen Ortsverzeichnisse (gazetteers) für Südamerika zu nennen, von denen 6 Hefte bereits erschienen sind: Kolumbien (Paynter & Traylor 1981), Venezuela (Paynter, 1982), Ekuador (Paynter & Traylor 1977), Bolivien (Paynter, Traylor & Winter 1975), Paraguay (Paynter & Caperton 1977) und Uruguay (Rand & Paynter 1981); weitere sind in Vorbereitung.

Ornithogeographische Analysen, Artentstehung, Evolution

Die artenreichste Flora und Fauna dieser Erde bewohnt die tropischen Tiefländer von Südamerika, Afrika und Südost-Asien. Zwei unterschiedliche Aspekte des tropischen Artenreichtums, die es getrennt zu analysieren gilt, sind 1. die Entstehung der vielen Arten und 2. die Erhaltung des Artenreichtums oder seine ökologischen Voraussetzungen. Durch eine erhöhte Komplexität tropischer Habitate, Nischenreduktion und Nischenüberlappung vieler Arten, sowie erhöhte interspezifische Konkurrenz unter jahreszeitlich mehr oder weniger konstanten Klimabedingungen wird wahrscheinlich die Koexistenz einer gegenüber den gemäßigten Breiten erhöhten Zahl von Arten ermöglicht. Die Analyse der ökologischen Merkmale tropischer Lebensräume führt zu einem Verständnis des Funktionierens komplexer Ökosysteme. Die Ergebnisse solcher ökologischer Untersuchungen tragen jedoch nicht zur Klärung der historischen Frage bei, wie es zur Entstehung der zahlreichen tropischen Arten gekommen ist. Die Kenntnis der ökologischen Voraussetzungen für den hohen tropischen Artenreichtum macht den Prozeß der Speziation in den Tropen nicht verständlich.

Mayr (1964a, b) und Croizat (1958, 1976) führten zoogeographische Untersuchungen über die neotropische Avifauna auf der Basis sehr unterschiedlicher Methodik durch. Einige vergleichende ornithogeographische Aspekte Südamerikas haben Keast (1972b) und Lein (1972) unter modernen Gesichtspunkten analysiert. Die neotropische Avifauna ist im Vergleich zu derjenigen des tropischen Afrikas und Australiens taxonomisch sehr verschieden und enthält wegen der langen geographischen Isolation im Gegensatz zu diesen Kontinenten einen hohen Prozentsatz an endemischen Familien (30%). Die reiche Differenzierung der neotropischen Vogelfauna wird durch folgende Zahlen verdeutlicht: Das Verhältnis von Arten zu Familien ist mit 33.9 in Südamerika hoch gegenüber 22.4 für Afrika und 14.6 für Australien. Ein ähnliches Verhältnis ergeben die Zahlen für Arten pro 100000 Quadratmeilen mit 39.7 für Südamerika, 20 für Afrika und 16.6 für Australien (27.4 für Australien und Neuguinea). Der außerordentliche avifaunistische Reichtum Südamerikas hat verschiedene Gründe: a) Die weite Verbreitung von Regenwäldern (Bedeckung des Kontinents 30%) mit ihrer Fähigkeit, reiche Faunen zu beherbergen; b) die „Verdoppelung" der Fauna durch die Vereinigung einer tropisch-nordamerikanischen mit einer tropisch-südamerikanischen Fauna am Ende des Pliozän, als die mittelamerikanische Landbrücke geschlossen wurde; c) möglicherweise starben nur relativ wenige tropisch-amerikanische Arten während des Quartär aus; d) reiche Speziation auch noch während des Pleistozän.

Auf jedem Kontinent sind einige Familien dominant, d. h. haben eine besonders starke adaptive Radiation erlebt mit dem Ergebnis, daß die verschiedenen Nahrungszonen der Kontinente von taxonomisch recht verschiedenartigen Vogelgruppen besetzt werden (Lein 1972). Beispiele dominanter neotropischer Familien sind die Tyrannen-Fliegenschnäpper (Tyrannidae) sowie Töpfervögel und Ver-

wandte (Furnariidae), die die ökologischen Äquivalente einer ganzen Reihe von Vogelfamilien oder Teile solcher der anderen Kontinente umfassen (KEAST 1972a, VAURIE 1980). Ökologische und taxonomische Vergleiche der Avifaunen Amazoniens bzw. des Chaco-Waldlandes mit ihren afrikanischen Äquivalenten gaben AMADON (1973) bzw. SHORT (1980).

Die taxonomische Grundeinheit biogeographischer Untersuchungen ist die Art und ihr Areal, weshalb die Ansichten über die Entstehung von Arten die Basis für biogeographische Analysen von Verbreitungsmustern darstellen. Seit C. DARWIN und Moritz WAGNER wird dem Faktor der geographischen Isolation als Voraussetzung für eine genetisch-morphologische Differenzierung von Populationen im Artniveau besonderes Gewicht beigemessen (allopatrische Artentstehung; MAYR 1963). Parapatrische Speziation erfolgt durch genetische Differenzierung kontinuierlich verbreiteter Populationen unter dem Einfluß ökologischer Gradienten. Ihre Bedeutung für die Differenzierung zumindest von Wirbeltierfaunen, insbesondere Vögeln, war wahrscheinlich ebenso wie diejenige sympatrischer Speziation nur gering (MAYR 1963, FUTUYAMA & MAYER 1980). Bei Wirbellosen und in Einzelfällen auch bei Wirbeltieren mögen Arten auch nicht-allopatrisch entstehen. Geographische Isolation von Populationen (Arealdisjunktionen) ist von grundsätzlicher Bedeutung für die Differenzierung kontinentaler Faunen und wird durch zwei unterschiedliche Vorgänge verursacht:

1. Fragmentation (Separation, „Vikarianz") eines vorher zusammenhängenden Artareals;
2. Aktives Überspringen von Verbreitungsschranken durch ein einzelnes Individuum oder einige Individuen, die eine Gründerpopulation bilden.

Zwei weitere denkmögliche Ursachen für Arealdisjunktionen können wegen ihrer geringen Wahrscheinlichkeit in den meisten Fällen bei neotropischen Vögeln vernachlässigt werden, nämlich 3. Mehrfach-Entstehung derselben taxonomischen Art in verschiedenen (disjunkten) Gebieten von demselben oder verschiedenen Vorfahren (polytope Artentstehung) und 4. Verfrachtung durch den Menschen[12]).

Geologische Fragmentationsvorgänge.

Fragmentationen unterschiedlicher geologischer Signifikanz und unterschiedlichen Alters führten zu Arealdisjunktionen und damit zur Allopatrie von Populationen zahlloser Arten während der Erdgeschichte. Damit wurden jeweils die Voraussetzungen für die genetisch-morphologische Differenzierung der isolierten Populationen geschaffen, deren Ausmaß im Verlaufe unterschiedlicher Zeiträume Subspezies- oder Art-Niveau erreichte.

Kontinentaldrift.

Die Trennung von Südamerika und Afrika durch horizontale Krustenbewegungen während der frühen Kreidezeit und anschließende Drift der Kontinente isolierte den westlichen Teil der Gondwanafauna. Darunter waren bei Vögeln möglicherweise primitive Papageien (Psittacidae), Bartvögel (Capitonidae), Trogons (Trogonidae), Vorfah-

---

[12]) HAEMIG (1978, 1979) vermutete Verfrachtung durch Indianer in präkolumbianischer Zeit als Erklärung für das isolierte Vorkommen im nördlichen Mittelamerika von einigen südamerikanischen Arten (z. B. *Ara militaris*) und sogar von artlich differenzierten Vertretern südamerikanischer Superspezies (z. B. *Cyanocorax dickeyi*). Wenn diese Erklärung auch in Ausnahmefällen zutreffen mag, ist sie als generelle Interpretation der zahlreichen und häufig weiträumigen Arealdisjunktionen in Südamerika (z. B. Vorkommen südlich und nördlich von Amazonien) und zwischen Südamerika und dem nördlichen Mittelamerika wohl nicht zu akzeptieren. Es ist wenig wahrscheinlich, daß der Mensch den kleinen Raubvogel *Gampsonyx swainsonii* von Kolumbien nach Nicaragua transportiert hat, den unscheinbaren Furnariiden *Cranioleuca vulpina* von Venezuela zur Coiba-Insel vor der pazifischen Küste von Panama oder einen Wald-Granatellus *(Granatellus pelzelni)* von Süd-Venezuela nach Mexiko, wo dieser ähnlich dem Häher *Cyanocorax dickeyi* seit seiner Verfrachtung schon artlich differenziert worden wäre. Eine Interpretation dieser und anderer Arealdisjunktionen auf der Grundlage von pleistozänen Klima- und Vegetationsfluktuationen (siehe unten) erscheint wesentlich plausibler (HAFFER 1975: 70).

ren der Hokkohühner (Cracidae), Glanzvögel (Galbulidae), Tukane (Ramphastidae) und mehrerer Familien der Schreivögel (Suboscines); CRACRAFT (1973). Diese Gruppen entwickelten sich im Laufe des Tertiär und Quartär zu ihrer heutigen Vielfalt.

Epikontinental-Meere.

Großräumige vertikale Krustenbewegungen führten zur Bildung oder zum Wechsel in der Ausdehnung epikontinentaler Meere und damit zur Trennung vorher kontinuierlicher Faunen. Die paläogeographische Entwicklung Südamerikas (HARRINGTON 1962) führte während des Tertiärs wiederholt zur Isolierung größerer biogeographischer Regionen. Die Verbreiterung des Amazonas-Beckens zu Beginn des Tertiärs trennte die Fauna des Guayana-Schildes im Norden von der des Brasilianischen Schildes südlich davon. Dieser Vorgang mag die Vorfahren einiger heutiger Vögel isoliert haben, die zumeist als monotypische Gattungen im Gebiet des Guayana-Schildes überleben *(Rupicola rupicola, Perissocephalus tricolor, Haematoderus militaris, Cyanicterus cyanicterus)* und des Brasilianischen Schildes *(Rhea americana, Cariama cristata, Chunga burmeisteri)* sowie zahlreicher Genera in Südost-Brasilien.

Gebirgsbildung.

Die endgültige Heraushebung des Gebirgskörpers der Anden gegen Ende des Tertiärs führte zur Bildung eines diskontinuierlichen Korridors zwischen den Faunen der nördlichen und südlichen Gemäßigten Zone der westlichen Hemisphäre und zum Trockenfallen der Tiefländer, die den Gebirgskörper umgeben. Die Anden bildeten damit eine sehr effektive Barriere gegen den freien Austausch der trans- und cis-Andinen Tieflandfaunen. Diese Faunen kommunizierten während des Quartär hauptsächlich in den Tiefländern des nördlichen Kolumbien und von Nordwest-Venezuela. In begrenztem Umfang fand ein derartiger Faunenaustausch wahrscheinlich auch in dem Gebiet statt, wo die Ost-Kordillere Kolumbiens mit der Zentral-Kordillere in Verbindung steht (Quellgebiet des Rio Magdalena) sowie in der Region des Porculla-Passes (2150 m) in Nord-Peru (CHAPMAN 1917, HAFFER 1967).

Gebirgserosion.

Unterschiedliche Zerstörung von Bergregionen durch Abtragungsvorgänge über Jahrmillionen hinweg mag zur Isolation von Teilen einer ursprünglich kontinuierlichen Berglandfauna auf solchen Gebirgsmassiven führen, die aus unterschiedlichen Gründen hinter dem Prozeß der regionalen Nivellierung zurückblieben. Die Entstehung endemischer Amphibien auf isolierten Hochplateaus des Guayana-Berglandes wurde auf tertiäre Erosionsvorgänge dieser tepui-Landschaft zurückgeführt (RIVERO 1970).

Meeresspiegelschwankungen.

Während pleistozäner Glazialperioden mit niedrigem Meeresspiegel waren die Küstentiefländer gegenüber dem heutigen Zustand vergrößert und Inseln auf dem Kontinentalschelf waren untereinander und mit dem Kontinent verbunden, z. B. einige heutige Inseln nahe der Nordküste Südamerikas und entlang der Küste Südost-Brasiliens. Einige zusätzliche Inseln entstanden als Teile der heutigen Küstentiefländer während des jeweiligen Maximums des interglazialen Meeresspiegelanstiegs (etwa 50–60 m über dem heutigen NN) überflutet wurden.

Entstehung des Amazonas-Flußsystems.

Einige Autoren haben angenommen, daß das gegen Ende des Tertiärs entstandene Netz des Flußsystems in Amazonien das Areal einer vorher mehr oder weniger kontinuierlichen Fauna in zahlreiche isolierte Gebiete zerteilte; dadurch sollen sich viele Populationen auf gegenüberliegenden Ufern bis zum Niveau eigener Arten entwickelt haben. Diese Theorie wurde jedoch bisher weder formell vorgestellt noch quantitativ diskutiert.

Vegetationsfluktuationen.

Periodische Klimaschwankungen während des Tertiärs und besonders ausgeprägt während der letzten 2 Millionen Jahre im Quartär führten abwechselnd zur Fragmentation von Wäldern und Savannen in Südamerika. Ökologische Schranken wurden dadurch verringert oder verschwanden während ökologisch günstiger Klimaperioden, in denen die betreffenden Wald- bzw. offenen Vegetationsgebiete erneut miteinander verbunden wurden. Untersuchungen quartärer Ablagerungen und ihres Polleninhalts sowie geomorphologische Analysen der Oberflächenformen südamerikanischer Landschaften haben erhebliche Vegetationsfluktuationen in den tropischen Tiefländern zumindest während des späten Pleistozän trotz geringer Temperaturschwankungen aufgezeigt, die durch starke Klimaänderungen verursacht wurden. Ähnliches gilt wahrscheinlich auch für das frühe Pleistozän. Regenwälder

dehnten sich während feuchter interglazialer Klimaperioden aus und blieben während trockener Glazialperioden in wahrscheinlich relativ begrenzten „Refugien" erhalten (Gebiete mit günstiger orographischer und hydrographischer Lage, z. B. entlang größerer Flüsse als Galleriewälder und nahe der Basis oder entlang dem Abhang von Bergzügen vor regenführenden Winden). Umgekehrt gilt für Trockenwälder und offene Vegetation unter trockenerem Klima, daß sie während arider Perioden eine weite Ausdehnung hatten und während humider Klimaperioden auf mehr oder weniger isolierte Refugien zusammenschrumpften (Literaturübersicht HAFFER 1979, 1983 a und mehrere Arbeiten in PRANCE 1982).

Abb. 1: Geowissenschaftliches Modell pleistozäner Vegetationsfluktuationen im tropischen Südamerika. Isolierte Regenwälder (Wald-„Refugien", schwarz) und generell humide Gebiete (gestreift) während der letzten trockenen Glazialperiode des Pleistozän vor 18 000–13 000 Jahren (Würm-Wisconsin). Nicht angedeutet sind ausgedehnte Galleriewälder entlang von Flüssen. Rekonstruktion basierend auf geomorphologischen und paläoklimatisch-bodenkundlichen Daten (nach AB'SABER, 1982).

Geologische, mineralogische und mikropaläontologische Analysen von Bohrkernen des Meeresbodens in der Karibischen See und vor dem nordöstlichen Südamerika deuten auf ein trockenes Klima während der letzten Glazialzeit im nördlichen Südamerika. Bestimmte Bodenbildungen und Formen der Landoberfläche in mehreren Untersuchungsgebieten in Amazonien und anderen Teilen der südamerikanischen Tiefländer zeigen, daß diese Gebiete während zumindest *einer* früheren Trockenperiode im Gegensatz zu den heutigen Verhältnissen nur von spärlicher Vegetation bedeckt waren. In Amazonien erweiterte sich wahrscheinlich der Bereich der Trockenwälder, Lianenwälder, Bambuswälder und Savannen und trennten dadurch die Regenwälder zahlreicher Waldrefugien (Abb. 1). Pollenanalytische Untersuchungen von Quartärsedimenten in mehreren Gebieten der Tiefländer des tropischen Südamerika, einschließlich von Randzonen Amazoniens, erlauben eine Analyse des zeitlichen Wandels der Vegetation an diesen Lokalitäten; jedoch fehlen bisher Pollendaten für weite Gebiete Amazoniens während des Pleistozän (die meisten bisher untersuchten Profile aus diesem Raum sind jüngeren Alters). Andererseits liegt für die Hochebene der nördlichen Anden eine lückenlose pollenanalytische Dokumentation der Verschiebungen der Vegetationsgürtel während des gesamten Quartär vor (VAN DER HAMMEN 1974). Modellstudien des Juli-Klimas vor 18 000 Jahren zur Zeit des Höhepunktes der letzten Eiszeit deuten ebenfalls darauf hin, daß zu dieser Zeit weltweit Trokkengebiete auf Kosten feuchter Klimabereiche stark ausgedehnt waren. Die Verbreitung des Mangrovegürtels an der Pazifikküste des nordwestlichen Südamerika reichte während feuchter Klimaperioden der letzten 7000 Jahre wesentlich weiter nach Süden als heute. Die fossilen Faunen der Asphaltquellen in West-Ekuador und Nordwest-Peru deuten die Existenz eines Savannen-Waldlandes während gewisser Zeiten des späten Pleistozän in diesen Gebieten an, wo sich heute Wüste dehnt (CAMPBELL 1979).

Selbstverständlich haben sowohl die Vegetation der Wälder als auch die der Steppen und Savannen ein hohes Alter (Kreide-Tertiär). In Gebieten ihres ununterbrochenen Vorkommens boten Savannen und Wälder tropischen Faunen kontinuierlich ihre unterschiedlichen konstanten Lebensbedingungen. Was sich im Verlaufe der dramatischen Klimaschwankungen des Pleistozän geändert hat, ist die generelle geographische Verbreitung (Ausdehnung) der Wald- und Savannengebiete. Das Tropenklima war während des Pleistozän zwar im Hinblick auf die Temperaturbedingungen relativ ausgeglichen, jedoch in bezug auf die Niederschlags- und Vegetationsverhältnisse über weite Kontinentalräume und große Zeiträume hinweg äußerst inkonstant.

Die genannten Ergebnisse erster paläoökologischer Untersuchungen von Geomorphologen, Quartärgeologen, Palynologen und Paläoklimatologen im Tiefland des tropischen Südamerika haben übereinstimmend ergeben, daß das Klima während des letzten Glazials erheblich trockener als heute gewesen ist und daß die perhumiden Regenwälder wahrscheinlich auf gewisse lokale Rückzugsgebiete (Refugien) zusammengeschrumpft waren, während trocknere Vegetationsformationen (Saison-, Übergangs- und Trockenwälder bis zu Savannen) umgekehrt eine größere Verbreitung als heute hatten. Auf die Zeit des ganzen Pleistozän ausgedehnt, käme man zu der Vorstellung eines wiederholten dynamischen Wechsels zwischen Ausdehnung der feuchten Wälder während der feuchten Interglazialzeiten und ihres Schrumpfens während trockener Glazialperioden.

Wenn wir dieses geowissenschaftliche Modell klimatisch bedingter quartärer Vegetationsfluktuationen im tropischen Amerika auf den gesamten Bereich Amazoniens anwenden (ob zu Recht, werden die Ergebnisse zukünftiger Geländestudien erweisen), dann steht zu erwarten, daß die biogeographische Verteilung mehrerer Tiergruppen trotz der heutigen Kontinuität der Wälder Amazoniens Auswirkungen von geologisch jungen (spät-pleistozänen) Vegetationsverschiebungen zeigt, wie z. B.

1. Häufung lokaler Tierarten des Regenwaldes in bestimmten Gebieten: Endemiten-Zentren, die die generelle Lage von Rückzugsgebieten andeuten könnten.
2. Häufung sekundärer Kontaktzonen zwischen Endemiten-Zentren, entlang welcher Zonen Subspezies oder Arten bei Arealerweiterungen in Kontakt kamen.
3. Vorkommen von zahlreichen Arealdisjunktionen.
4. Auftreten von Formen, die in ihrem Differenzierungsgrad zwischen Subspezies und Spezies stehen und relativ junge Artbildungsvorgänge andeuten.

Es wurden als Test dieser Voraussagen folgende Gruppen untersucht, deren Verbreitung in Amazonien und anderen Teilen des tropischen Amerika relativ gut bekannt ist: einige Familien der Schmetterlinge, Eidechsen, Pflanzen sowie Vögel. Die Ergebnisse derartiger Studien haben in allen Fällen die Erwartungen bestätigt (mehrere Arbeiten in Prance 1982).

Biogeographische Interpretationen auf der Basis anderer Speziationsmodelle, wie z. B. dem der parapatrischen Artbildung (Endler 1977, 1982), berücksichtigen die geowissenschaftlichen Ergebnisse im Hinblick auf Vegetationsfluktuationen in den Neotropen nicht oder nur ungenügend. Dennoch erscheint es wahrscheinlich, daß die Artbildung bei einigen neotropischen Tier- und Pflanzengruppen auch oder ausschließlich parapatrisch abgelaufen ist, nämlich bei solchen Gruppen, für die vollständige geographische Isolation keine Voraussetzung zur Speziation darstellt. Es mag sich ferner herausstellen, daß der Prozeß der Speziation in der neotropischen Tierwelt entlang einem breiten Spektrum abgelaufen ist, von Allopatrie an einem Extrem und Parapatrie am anderen, mit vielen verwirklichten Zwischenstadien (Turner 1982).

Verbreitungsmuster neotropischer Vögel.

Die Methoden der biogeographischen Untersuchung, die für eine historische Analyse von Speziationsmustern in der Neotropischen Region angewandt wurden, sind folgende (Simpson & Haffer 1978):

1. Kartierung der Verbreitungsgebiete von endemischen Arten und scharf differenzierten Subspezies; Feststellung von Kerngebieten (biogeographischen Zentren) endemischer, ökologisch ähnlicher Formen mit Arealen ähnlicher Lage und Ausdehnung sowie Kartierung solcher Endemismus-Zentren mit Hilfe von Isolinien (Linien gleicher Zahl endemischer Arten) durch Superposition der Areale.

2. Kartierung von Art- und Unterart-Arealen kombiniert mit der Kartierung und Analyse von Kontaktzonen zwischen geographischen Vertretern, die entweder hybridisieren (Subspezies) oder einander ohne Mischung geographisch ersetzen bzw. füreinander vikariieren (parapatrische Arten). Vergleich der Lage biogeographischer Zentren mit der der Kontaktzonen; die letzteren können unregelmäßig verteilt auftreten oder bei gehäuftem Vorkommen faunistische Suturzonen bilden und zwischen den Zentren liegen (Abb. 2).

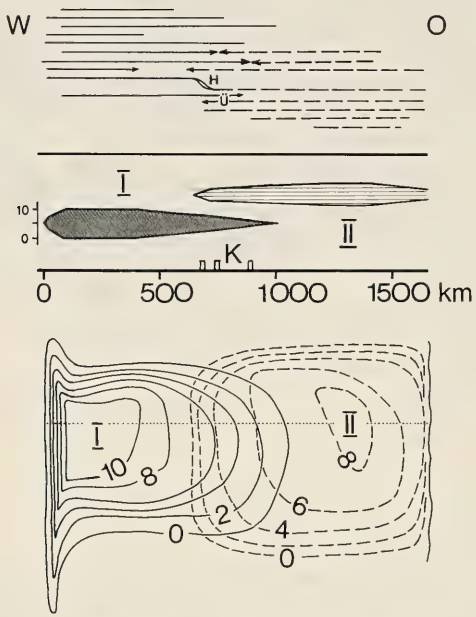


Abb. 2: Biogeographische Analyse der Verbreitungszentren (Kernareale) von Gruppen endemischer Arten und deutlich differenzierter Unterarten von Tieren oder Pflanzen mit relativ begrenzten Arealen und ähnlichen ökologischen Ansprüchen in einem Tieflandbereich zwischen einem Gebirge (links) und einer Küste (rechts). Schematische Darstellung. *Oben* – Profildarstellung der Verbreitung endemischer Formen der westlichen und östlichen Gruppen I bzw. II. Einige Arten jeder Gruppe sind taxonomisch „unabhängig"; andere sind geographische Vertreter, die füreinander vikariieren und Superspezies bilden. Die Vertreter anderer Formenpaare überlappen ihre Areale randlich (Ü) und sind hier sympatrisch; Vertreter weiterer Formenpaare hybridisieren am Kontakt (H) und sind daher noch konspezifisch. *Mitte* – Zusammenfassende Profildarstellung. K Kontaktzonen; vertikaler Maßstab zeigt Anzahl von Arten. *Unten* – Kartendarstellung durch Projektion der Artareale und Kartierung von Linien gleicher Anzahl endemischer Formen jeder Gruppe. Die Lage der Kontaktzonen zwischen Verbreitungszentren wurde aus Gründen der Übersichtlichkeit hier nicht angedeutet. Die punktierte Linie gibt die Lage des Profils *(Oben* und *Mitte)* an. Historische Interpretation: Die sekundären Kontaktzonen deuten die ungefähre Lage einer heute verschwundenen ökologischen Barriere an, die einst die Verbreitungsgebiete der Gruppen I und II voneinander trennte. Während der Zeit der geographischen Isolation mögen einige der endemischen Arten und Unterarten differenziert worden sein; andere ältere Arten blieben erhalten oder starben aus.

3. Statistische Analyse der geographischen Variation einzelner weit verbreiteter Arten mit dem Ziel der Kartierung von Gebieten mit relativ geringer Variation von mehreren Merkmalen und dazwischenliegenden und vielfach schmalen Zonen, innerhalb derer dieselben Merkmale übereinstimmend eine weit höhere Variation aufweisen (Hybridzonen).

Abb. 3: Aspekte der Verbreitung von Vögeln in den neotropischen Tiefländern. *Links* – Verbreitungszentren endemischer Arten und Unterarten mit relativ begrenzten Arealen in bewaldeten Tiefländern (punktiert) und offenen Vegetationsgebieten (Quadrate) des tropischen Südamerika. Anzahl endemischer Formen in Amazonien angedeutet durch Isolation und vereinfacht durch Auslassen einiger versetzter Isolinien jenseits größerer Flüsse. *Rechts* – Geographische Lage von Kontaktzonen zwischen parapatrischen Arten oder hybridisierenden Subspezies. Gestrichelte und punktierte Linien deuten Kontaktzonen parapatrischer Arten Amazoniens an, Hybridzonen sind schraffiert. Zickzack-Linien zeigen die Lage von Kontaktzonen zwischen Vertretern der Avifauna offener, waldfreier Vegetationsgebiete im südlichen zentralen Südamerika. Beachte die Häufung von Kontaktzonen in Gebieten zwischen Verbreitungszentren. Nach HAFFER (1978, 1979).

4. Genetische Analyse von Hybridzonen wurden bisher bei einigen Insekten durchgeführt.
5. Vergleich der Ergebnisse biogeographischer Untersuchungen mit denjenigen unabhängig durchgeführter geowissenschaftlicher Analysen, insbesondere im Hinblick auf die mögliche frühere Existenz und vermutliche Lage von Rückzugsgebieten („Refugien") für bestimmte Lebensgemeinschaften während paläogeographisch oder ökologisch ungünstiger Perioden der geologischen Vergangenheit.

Tieflandvögel.

In Amazonien kennzeichnen Vogelarten mit begrenzter Verbreitung eine Anzahl biogeographischer Zentren, die von je 10–50 charakteristischen Arten gebildet werden (HAFFER 1978); siehe Abb. 3; auch die trans-andine Vogelfauna im pazifischen Tiefland von Kolumbien und in Mittelamerika läßt biogeographische Zentren erkennen (HAFFER 1975). VANZOLINI & WILLIAMS (1970) haben bei der Analyse der geographischen Variation der neotropischen Eidechse *Anolis chrysolepis* biogeographische Kernareale kartiert wie auch MÜLLER (1973) bei der regionalen Untersuchung der neotropischen Wirbeltier-Fauna (siehe weitere Angaben über andere Tiergruppen bei WHITMORE 1983 und PRANCE 1982). Zwischen den Verbreitungszentren finden sich faunistische Suturzonen, die gekennzeichnet sind durch das gehäufte Auftreten von Kontaktzonen zwischen geographischen Vertretern unterschiedlichen Differenzierungsgrades (Unterarten bis Arten); Abb. 3. Ein drittes auffälliges Verbreitungsmuster sind weite Arealdisjunktionen zwischen konspezifischen Populationen oder nahe verwandten Arten. Diese biogeographische Situation, die durch das Vorkommen von Verbreitungszentren (Endemismus-Zentren), Kontaktzonen und Arealdisjunktionen charakterisiert ist, ist gut vergleichbar mit der auf geowissenschaftlicher Basis unabhängig entwickelten Vorstellung pleistozäner

Vegetationsfluktuationen verbunden mit Habitatverschiebungen im tropischen Amerika. Die Verbreitungszentren endemischer Formen mögen die ungefähre geographische Lage spät-pleistozäner ökologischer Refugien andeuten. Die Theorie pleistozäner Refugien, in denen zahlreiche heutige Tier- und Pflanzenarten entstanden sein mögen, basiert auf der guten Korrelation der Ergebnisse biogeographischer und geowissenschaftlicher Untersuchungen.

In einer ausführlichen Studie analysierte SHORT (1975) die Avifauna des Chaco-Gebietes in Paraguay, Bolivien und Nord-Argentinien und zeigte ihre Zusammensetzung und ihre Beziehungen zu den Faunen anderer, ökologisch ähnlicher Trockengebiete Südamerikas. M. KOEPCKE (1954, 1963 a) untersuchte die Vögel des peruanischen Andenabhanges im Hinblick auf ökologische Anpassungen und geographische Isolation. FITZPATRICK (1980 b) diskutierte die Differentiation mehrerer Tyrannen-Fliegenschnäpper Amazoniens und des südlichen Südamerikas sowie biogeographische Implikationen. Wasservögel wie Taucher, Reiher, Enten und Gänse und andere Gruppen werden bei ornithogeographischen Arbeiten vielfach vernachlässigt. Aspekte ihrer ökologischen Biogeographie im subtropisch-tropischen Südamerika hat REICHHOLF (1975, 1983) diskutiert und dabei geographische Trends bei fischfressenden Reihern und detritusfressenden Enten verglichen. Während die Zahl der Reiherarten entsprechend der allgemeinen Situation in den Tropen zunimmt, verringert sich umgekehrt die Zahl der Entenarten von den hohen in Richtung auf die niederen Breiten, möglicherweise, weil Enten in Nahrungskonkurrenz mit der artenreichen tropischen Fischfauna stehen. Dieser Interpretation mag auch die Tatsache entsprechen, daß das Verhältnis der Artenzahl von Wasservögeln zu der von Landvögeln in den niederen Breiten auffällig abnimmt und in den feuchten Tropen am niedrigsten ist (SLUD 1976). Ohne allerdings nach den Ursachen der gefundenen Beziehungen zu fragen, analysierte und kartierte der letztere Autor auch die relativen Anteile der hauptsächlichen taxonomischen Gruppen an der Zusammensetzung der neotropischen Avifauna, wie z. B. den regional wechselnden Anteil der Suboscines (Schreivögel), die im Amazonaswald ihren Verbreitungsschwerpunkt haben. Der relative Anteil der Nicht-Passeriformes verringert sich generell in feuchten Klimabereichen und bei Gebirgsfaunen mit steigender Höhe über dem Meeresspiegel. Regionale Aspekte der mittelamerikanischen Vogelfauna und ihre Beziehungen zu derjenigen Amazoniens haben HOWELL (1969) und HAFFER (1975) diskutiert.

Ökologische Gegebenheiten bedingen wahrscheinlich auch grundsätzliche Unterschiede in der artlichen Differenzierung von vorwiegend fruchtfressenden gegenüber vorwiegend insektenfressenden Vogelfamilien (SNOW 1971 a). Früchte sind auffällig und „wollen" gefressen und verbreitet werden, möglichst von vielen verschiedenen Tierarten; demgegenüber sind Insekten bestrebt zu entkommen, um nicht gefressen zu werden, und wenden zahlreiche Methoden an, um unauffällig zu bleiben. Als Folge dieser unterschiedlichen „Strategien" von Früchten und Insekten bieten die ersteren den Fruchtfressern weniger Möglichkeiten für Spezialisierung an als die Insekten den Insektenfressern, die viele verschiedene Suchtechniken entwickelt haben. Diese Situation ist wahrscheinlich die allgemeine Ursache dafür, daß vorwiegend fruchtfressende Vogelgruppen relativ artenarm sind (Cotingidae 90 Arten, Pipridae 59 Arten) gegenüber nahe verwandten, insektenfressenden Vogelfamilien (Formicariidae 222 Arten, Tyrannidae 365 Arten), wobei ein prinzipiell ähnliches Alter dieser Familien vorausgesetzt wird.

Gebirgsvögel.

Aufbauend auf den grundlegenden Arbeiten von CHAPMAN (1917, 1926) über die montanen Avifaunen von Kolumbien und Ekuador wurden die ornithologischen Untersuchungen der neotropischen Gebirge in den letzten Jahrzehnten intensiv fortgesetzt und führten zu mehreren biogeographischen Analysen der Vogelfauna der Anden (DORST 1967, VUILLEUMIER 1969 a, b; 1970 b, 1980, HAFFER 1970) und des Guayana-Hochlandes („Pantepui"; MAYR & PHELPS 1967, COOK 1974). Dabei wurden einerseits historische Einflüsse betont und andererseits statistische Analysen angeführt, deren Ergebnisse die heutigen Verbreitungsbilder aufgrund von ökologischen Parametern verständlich zu machen scheinen. Auch TERBORGH (1971) und TERBORGH & WESKE (1975) brachten Argumente dafür, daß einige

wichtige Aspekte der Verbreitung andiner Vögel, insbesondere die vertikalen Verbreitungsgrenzen einiger Arten durch interspezifische Konkurrenz mit nahe verwandten Arten bedingt sind. In einer ausführlichen Studie über hoch-andine Vögel wiesen VUILLEUMIER & SIMBERLOFF (1980) auf die konzeptuellen Schwierigkeiten hin, ökologische und historische Komponenten bei einer Analyse von Verbreitungsmustern zu trennen. Inwieweit sind heute wirksame Ursachen, z. B. regionale Habitatunterschiede, Ausbreitungstendenz der Arten und interspezifische Konkurrenz für die geographische Verteilung von Vogelarten der Hoch-Anden verantwortlich? Und in welchem Ausmaß haben historische Vorgänge wie die vertikale Verschiebung der Klima- und Vegetationszonen im Andengebirge während der pleistozänen Glazial- und Interglazialzeiten die Entstehung der heutigen Verbreitungsmuster beeinflußt? Ökologische und historische Faktoren waren zu allen Erdperioden gleichzeitig wirksam; eine detaillierte Trennung und genaue Darstellung ihrer jeweiligen biogeographischen Auswirkungen mag heute kaum mehr durchführbar sein (VUILLEUMIER & SIMBERLOFF 1980).

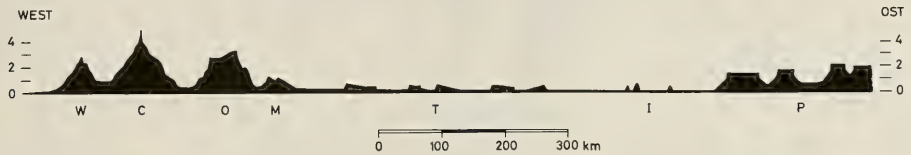


Abb. 4: Zahlreiche nahe verwandte Vogelarten bewohnen die geologisch unabhängig entstandenen Gebirgssysteme der Anden in Kolumbien (links) und der Tafelberge Süd-Venezuelas (Pantepui, rechts). Schematisches Profil. W – West-Kordillere, C – Zentral-Kordillere, O – Ost-Kordillere, M – Sierra de la Macarena, T – Tafelberge, I – Inselberge, P – Plateauberge (Pantepui). Senkrechter Maßstab in tausend Meter. Nach HAFFER (1974).

Ebenfalls schwer abzuschätzen ist, wie oft Arealdisjunktionen bei Gebirgsvögeln durch Überfliegen von Tieflandbarrieren entstehen. Diese Interpretation liegt nahe bei montanen Vogelarten, die geologisch unabhängig entstandene Gebirgssysteme bewohnen (z. B. die Anden und das weit isolierte Guayana-Hochland, „Pantepui") und in dem dazwischenliegenden Tiefland fehlen (Abb. 4). Hier muß aktive Ausbreitung von dem einen Gebirge als Entstehungsraum der Art zum anderen Gebirgssystem angenommen werden. Eine zweimalige, unabhängige Entstehung derselben montanen Vogelart in den beiden Gebirgen von einem oder verschiedenen Vorfahren des Tieflandes (polytope Artentstehung) ist nach dem heutigen Kenntnisstand sehr unwahrscheinlich. Auch bei diesen Verbreitungsmustern mag ein historischer Faktor (pleistozäne Klimaschwankungen) die aktive Ausbreitung montaner Vögel gefördert haben, indem der geographische Abstand der Habitate durch Verlagerung montaner Lebensbereiche auf niedere Höhenstufen während kühler Klimaperioden reduziert wurde. Hinzukommt, daß zwischen den Anden und Pantepui liegende niedrige Berge während pleistozäner Kaltzeiten wahrscheinlich schon in 500 m Meereshöhe subtropisches Klima hatten. Es ist jedoch nicht vorstellbar, daß die betreffenden montanen Vogelarten jemals ein kontinuierliches Areal im Tiefland zwischen den weit getrennten montanen Arealteilen bewohnt haben.

Vergleich biogeographischer und geowissenschaftlicher Aspekte.

Vergleiche der Lage biogeographischer Zentren und Kontaktzonen mit geowissenschaftlichen Strukturen mögen Hinweise darauf geben, welche erdgeschichtliche Vorgänge die Differenzierung von Artpopulationen eingeleitet oder verursacht haben könnten bzw. im umgekehrten Sinne, welche Vorgänge wahrscheinlich auszuschließen sind.

In Nordwest-Kolumbien haben geologische Strukturen wie Gebirgszüge und dazwischen liegende Sedimentbecken eine nördliche bis nordwestliche Längserstreckung und ziehen kontinuierlich nach Panama in die mittelamerikanische Landbrücke hinein (Abb. 5). Die Regenwälder, die diese Strukturen heute überdecken, werden von zahlreichen Vogelarten und Unterarten bewohnt, deren Areale

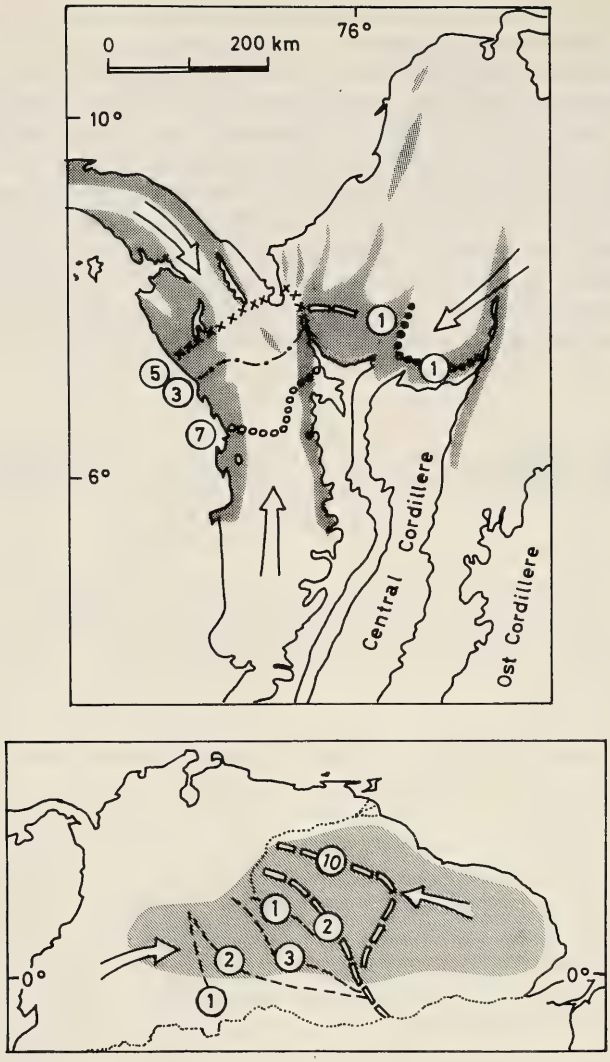


Abb. 5: Vergleich des Verlaufs geotektonischer Struktureinheiten (schattiert) und der Lage von Kontaktzonen parapatrischer Arten und hybridisierender Unterarten neotropischer Waldvögel. Kontaktzonen sind durch unterschiedliche Symbole angedeutet: Zahlen entsprechen der Anzahl von Paaren in Kontakt. Pfeile deuten Ausbreitungsrichtungen der heute in Kontakt stehenden Formen an. *Oben* – Nordwest-Kolumbien und Ost-Panama mit tertiären Bergzügen (punktiert) in nördlicher Fortsetzung der West- und Küsten-Kordilleren, die von Kontaktzonen mehr oder weniger senkrecht gequert werden. Andengebirge sind durch die ausgezogene 1000 m Konturlinie gekennzeichnet. *Unten* – Der Guayana-Schild des nördlichen Südamerika (schraffiert) wird von zahlreichen Kontaktzonen gequert. Rio Orinoco und Rio Amazonas sind als punktierte Linien dargestellt.

nicht die geographische Kontinuität des geologischen Unterbaus besitzen. Vielmehr zeigen sich scharfe Diskontinuitäten (die Kontaktzonen), entlang welcher hybridisierende und nicht hybridisierende Formen einander geographisch recht abrupt ersetzen. Dabei kreuzen die Kontaktzonen die geologischen Strukturen in nahezu rechtem Winkel. Eine direkte Korrelation biogeographischer Muster mit geologischen Strukturen ist in diesem Falle nicht möglich und die Annahme eines Kausalzusammen-

hangs zwischen ihrer Entstehung unwahrscheinlich. Ähnlich verhält es sich in Venezuela, wo im Gebiet des Guayana-Schildes zahlreiche Kontaktzonen zwischen west- und ost-amazonischen Vogelformen liegen (Abb. 5). Geologische Strukturen oder Vorgänge in diesem seit vielen Jahrmillionen geologisch stabilen Schild-Gebiet, die diese biogeographische Differenzierung hervorgerufen haben könnten, sind unbekannt. Quartäre Vegetationsfluktuationen, durch die ökologische Barrieren entstanden und auch wieder verschwanden und damit Sekundärkontakte von Populationen erlaubten, erklären in beiden oben genannten Fällen die biogeographische Situation besser und einfacher als geologisch-tektonische Vorgänge.

Breite Flüsse Amazoniens begrenzen in vielen Fällen wenigstens auf eine gewisse Entfernung hin die Areale von Vogelarten und stark differenzierten Unterarten (Haffer 1978). Flüsse reduzieren auch durch ihre Schrankenwirkung den Genfluß bei vielen hybridisierenden Populationen und führen zu lateralem Versatz von Hybridzonen. In dieser Hinsicht haben eine besonders ausgeprägte Wirkung der Amazonas selbst, der untere Rio Negro und einige südliche Nebenflüsse des Amazonas (Rio Madeira, Tapajós, Tocantins). Eine Reihe von Unterarten bei Vögeln sind im Quellgebiet der betreffenden

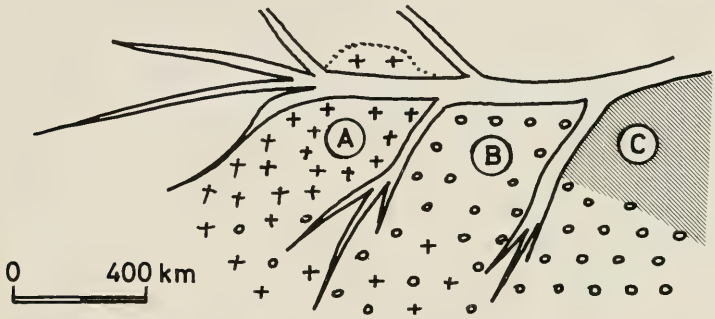


Abb. 6: Verbreitung unterschiedlich differenzierter Formen von Vögeln im Bereich eines Flußsystems in Amazonien. Schematische Darstellung. Formen A und B bilden breite Mischpopulationen im Quellgebiet eines südlichen Zuflusses und sind daher konspezifisch. Form A besitzt einen ausgedehnten „Brückenkopf" am Nordufer des Hauptstromes. Formen B und C bleiben parapatrisch und sind daher artlich differenziert.

Flüsse breit und graduell miteinander verbunden (Abb. 6). Eine Differenzierung zu Arten würde in diesen Fällen nur dann möglich werden, wenn diese Verbindung im Quellgebiet durch zusätzliche Mechanismen, wie z. B. Vegetationsverschiebungen, unterbrochen würde. In anderen Fällen, in denen Vogelarten die betreffenden Flüsse überqueren können oder wo sogar „Brückenköpfe" bestehen, mögen verwandte Arten auf dem gegenüberliegenden Ufer die Ausbreitung durch ökologische Konkurrenz verhindern (Haffer 1978, 1983b), d. h. auch hier würde der *Schrankenwirkung der Flüsse nur eine sekundäre Bedeutung zukommen.* Daneben ist es aber möglich, daß in mehreren Fällen Arten in Amazonien entstanden sind durch geographische Isolation im Zuge partieller Überflutung des zentralen Amazonas-Beckens während der Interglazialperioden des Pleistozän oder durch Flußverlagerungen.

Die zukünftige Erstellung kladistischer Analysen neotropischer Vögel und anderer Tiergruppen im Vergleich mit den Ergebnissen ähnlicher Analysen geologischer Einheiten oder Strukturen einschließlich Wald- oder Savannengebieten in Form von Area-Kladogrammen (Platnick & Nelson 1978, Nelson & Platnick 1980) mag zeigen, inwieweit eine Korrelation zwischen beiden gegeben ist und damit eine Vikarianz-Interpretation der taxonomischen Differenzierung wahrscheinlich macht. Ein anderer Test, um die Unterscheidung zwischen einer Vikarianz- und Dispersions-Interpretation disjunkter Verbreitungsmuster zu ermöglichen oder wahrscheinlich zu machen, ist bei Vögeln schwierig anzuwenden: Bei assoziierten und koevoluierten Tiergruppen ist zu erwarten, daß im Falle einer Vikarianz

die betreffende Gruppe auch im disjunkten Areal mehr oder weniger intakt angetroffen wird. Bei passivem oder aktivem Überspringen der geographischen Schranke wird erwartet, daß nur ein Vertreter oder ausgewählte Vertreter der betreffenden assoziierten Gruppe im disjunkten Areal vorkommen (Edmunds 1981).

Falls derartige Analysen auch auf dem erdgeschichtlichen Sektor an Hand ausreichenden Datenmaterials für Südamerika durchführbar werden, würde damit eine Möglichkeit gegeben sein, die Zuordnung der Entstehung bestimmter Arten zu gewissen geologischen Ereignissen wahrscheinlich zu machen. Im Augenblick muß es noch offen bleiben, welche der zahlreichen geologischen Fragmentationsvorgänge unterschiedlichen Alters (paläogeographisch-tektonische Ereignisse im Tertiär und Vegetationsfluktuationen im Quartär) die Entstehung bestimmter heutiger Arten verursacht hat. Im allgemeinen wird angenommen, daß zahlreiche Vogelarten der Welt während der wiederholten Arealzerreißungen im Zuge früh-pleistozäner Habitatverschiebungen entstanden sind und stark differenzierte Unterarten durch ähnliche Vorgänge im späten Pleistozän gebildet wurden. Daneben gibt es Vogelarten und Arten anderer Tiergruppen (z. B. Käfer, Coope 1979), die wahrscheinlich schon im Tertiär entstanden sind und die die pleistozänen Vegetationsfluktuationen ohne auffällige Differenzierungen erlebt und lediglich durch gewaltige Arealverschiebungen beantwortet haben. *Die heutigen Faunen setzen sich also wahrscheinlich aus Arten sehr unterschiedlichen Alters zusammen.*

Ich habe die auffälligen quartären Klima- und Vegetationsverschiebungen in den Tropen betont, da sie die Voraussetzung schufen für eine wahrscheinlich erhebliche und geologisch junge Differenzierung der Fauna und Flora im taxonomischen Niveau der Art und Unterart (Prance 1982). Demgegenüber wurde jahrzehntelang angenommen, daß die meisten oder sogar alle Tier- und Pflanzenarten der Tropen tertiären Alters sind und daß quartäre Klimaschwankungen kaum Einfluß auf die tropische Lebewelt und die Differenzierung ihrer Faunen und Floren gehabt hätten.

Im Hinblick auf die gegenwärtigen intensiven Diskussionen über die Konzepte der Dispersions-Biogeographie und Vikarianz-Biogeographie (Pielou 1979, Nelson & Rosen 1981) sei zusammenfassend betont, daß der Einfluß historischer (geologischer) Prozesse unterschiedlichen Alters durch Fragmentation von Art-Arealen (Vikarianz-Ereignisse) auf die taxonomische Differenzierung der Faunen und auf die Entstehung der gegenwärtigen Verbreitungsmuster neotropischer Landvögel wahrscheinlich erheblich gewesen ist, ohne daß jedoch bisher das geringere Ausmaß der gleichzeitigen Rolle von ökologischen Faktoren, einschließlich von aktiver Ausbreitung über Barrieren hinweg (Gründerpopulationen) und von parapatrischer Artentstehung abgeschätzt werden kann. Auf globaler Basis zeigt die Besiedlung ozeanischer Inseln (die niemals Verbindung mit einem Kontinent hatten) durch zahlreiche Organismen die Bedeutung der Ausbreitung über ökologische Schranken hinweg ebenso wie innerhalb von Kontinenten die Besiedlung geologisch unabhängiger tropischer Gebirgssysteme durch weit verbreitete montane Tierarten.

Systematik neotropischer Vögel

Detaillierte biochemische Untersuchungen an Eiweißproteinen zahlreicher neotropischer Vögel führten Sibley (1970) und Sibley & Ahlquist (1972) im Rahmen weltweiter Studien durch und diskutierten ausführlich relevante systematische Probleme. Inzwischen wenden diese Autoren die Methode der DNA-Hybridisation an, haben jedoch im Hinblick auf neotropische Vögel bisher nur erste Ergebnisse veröffentlicht (Sibley & Ahlquist 1981, 1983). Innerhalb der vorwiegend neotropischen Schreivögel (Tyranni) mit etwa 1000 Arten charakterisiert ein auffällig unterschiedlicher Bau der Syrinx die beiden taxonomischen Untergruppen der Furnarioidea und Tyrannoidea (Ames 1971). Außer den Acanthisittidae besitzen alle Schreivögel eine abgeleitete (fortschrittliche) Gestalt des an der Basis aufgeblähten Gehörknochens (Columella). Bei den Singvögeln (Oscines) und den Acanthisittidae Neuseelands ist dagegen die von den Reptilien und von vielen anderen Vogelordnungen bekannte einfach-

ere Ausbildung der Columella erhalten geblieben (Feduccia 1975, 1980). Die neotropische Familie der „Conopophagidae" innerhalb der Suboscines wurde aufgrund anatomischer Merkmale aufgelöst (Heimerdinger & Ames 1967, Ames et. al. 1968).

Revisionen und Monographien von taxonomischen Gruppen und einzelnen Arten neotropischer Vögel vertiefen die Kenntnis der Zusammensetzung von Artpopulationen als Grundlage für eine Interpretation von Differenzierungsprozessen und erlauben Rückschlüsse auf die systematischen Zusammenhänge verwandter Arten und Genera. Es wurden in letzter Zeit u. a. folgende neotropische Gruppen analysiert (Familien oder kleinere Einheiten), wobei einige Autoren auch ausführliche Daten über die Naturgeschichte der betreffenden Vogelarten und über ihre Verhaltensweisen zusammengefaßt haben: Caracaras *(Polyborus*-Arten, Vuilleumier 1970), Hokkohühner (Cracidae; Vuilleumier 1965, Vaurie 1968, Delacour & Amadon 1973; *Penelope,* Eley 1979), Papageien (Psittacidae, Forshaw 1973), Spechtvögel (Phylogenie und Klassifikation der Piciformes; Swierczewski & Raikow 1981, Simpson & Cracraft 1981), Glanzvögel (Galbulidae, Haffer 1974), Tukane (Ramphastidae, Haffer 1974), einige Spechte *(Colaptes*-Arten Short 1972), Baumrutscher (Dendrocolaptidae, Feduccia 1973), Töpfervögel und Verwandte (Furnariidae, Feduccia 1973, Vaurie 1980), Bürzelstelzer (Rhinocryptidae, Sick 1960), Schmuckvögel (Cotingidae, D. Snow 1973 a, b, 1982), Schnurrvögel (Pipridae, Snow 1975), Tyrannen-Fliegenschnäpper (Tyrannidae, Traylor 1977, Lanyon 1978, Fitzpatrick 1973, 1976, 1980 b, Smith & Vuilleumier 1971; ökologische und ethologische Aspekte zur Stützung taxonomischer Argumente diskutierten Keast 1972 b und insbesondere Smith 1971 und Fitzpatrick 1980 a; das Kopfskelett untersuchte Warter 1965), Blütenstecher *(Diglossa,* Vuilleumier 1969 b, Graves 1982), Tangarenfinken *(Atlapetes,* Paynter 1972, 1978), Häher (Corvidae, Hardy 1969 a) und Finken *(Sporophilla*-Arten, Olson 1981 a, b, c).

Die angewandte Methodik bei diesen systematischen Untersuchungen umfaßt ornithogeographische Studien und traditionelle morphologische, biochemische und bioakustische Merkmalsanalysen, in einigen Fällen verbunden mit Tonbandversuchen im Gelände zur Abgrenzung einander ähnlicher Arten (Lanyon 1978). Kladistische Merkmalsanalysen wurden bei diesen Studien bisher nur von Swierczewski & Raikow (1981) und Simpson & Cracraft (1981) durchgeführt. Es werden zunehmend die Ergebnisse ökologisch-biologischer und ethologischer Beobachtungen und Analysen für systematische Schlußfolgerungen auch bei en Vögeln benutzt.

Die oben genannten systematischen Untersuchungen haben u. a. gezeigt, daß Superspezies bei neotropischen Vogelfamilien häufig sind (ebenso wie bei den Avifaunen Afrikas, Hall & Moreau 1970, und Südost-Asiens, Mayr 1969). Superspezies (Artenkreise) sind monophyletische Gruppen sehr nahe verwandter Arten (Allospezies), die einander (noch) geographisch vertreten (Abb. 7 und 8). Allospezies einer Superspezies sind einander ökologisch so ähnlich, daß sie parapatrisch bleiben und ihre Areale nicht transgredieren. Diese geographischen Vertreter haben den Speziationsprozeß nicht ganz vollendet und nur erst reproduktive Isolation, aber noch keine ökologische Isolation von ihren Verwandten erreicht. Weltweit wurden jedoch kaum diesbezügliche Geländestudien entlang von Kontaktzonen parapatrischer Arten durchgeführt. Superspezies und solche unabhängigen biologischen (taxonomischen) Arten, die zu keiner Superspezies gehören, sind als zoogeographische Arten (biogeographische oder ökologische Arten) die Grundeinheiten bei biogeographischen Studien (Mayr 1980). Listen von Superspezies und unabhängigen biologischen Arten veranschaulichen die Zahl der ökologischen Grundeinheiten in der Natur, während Listen von biologischen oder taxonomischen Arten die wesentlich größere Zahl der reproduktiven Grundeinheiten erkennen lassen (Bock & Farrand 1980). Bei einigen daraufhin untersuchten neotropischen Familien stehen den zoogeographischen (ökologischen) Arten etwa doppelt so viele biologische (taxonomische) Arten gegenüber (z. B. 14 zoogeographische Arten gegenüber 33 taxonomischen Arten bei Tukanen, 8 gegenüber 17 bei Glanzvögeln, Haffer 1974). Es ist zu hoffen, daß weitere Familien auf das Vorkommen von Superspezies untersucht werden, um zusammen mit den unabhängigen biologischen Arten die ökologischen Grundeinheiten der neotropischen Avifauna (die zoogeographischen Arten) erkennen zu lassen. In dieser Hinsicht wären besonders wünschenswert systematische Revisionen der artenreichen Familien der

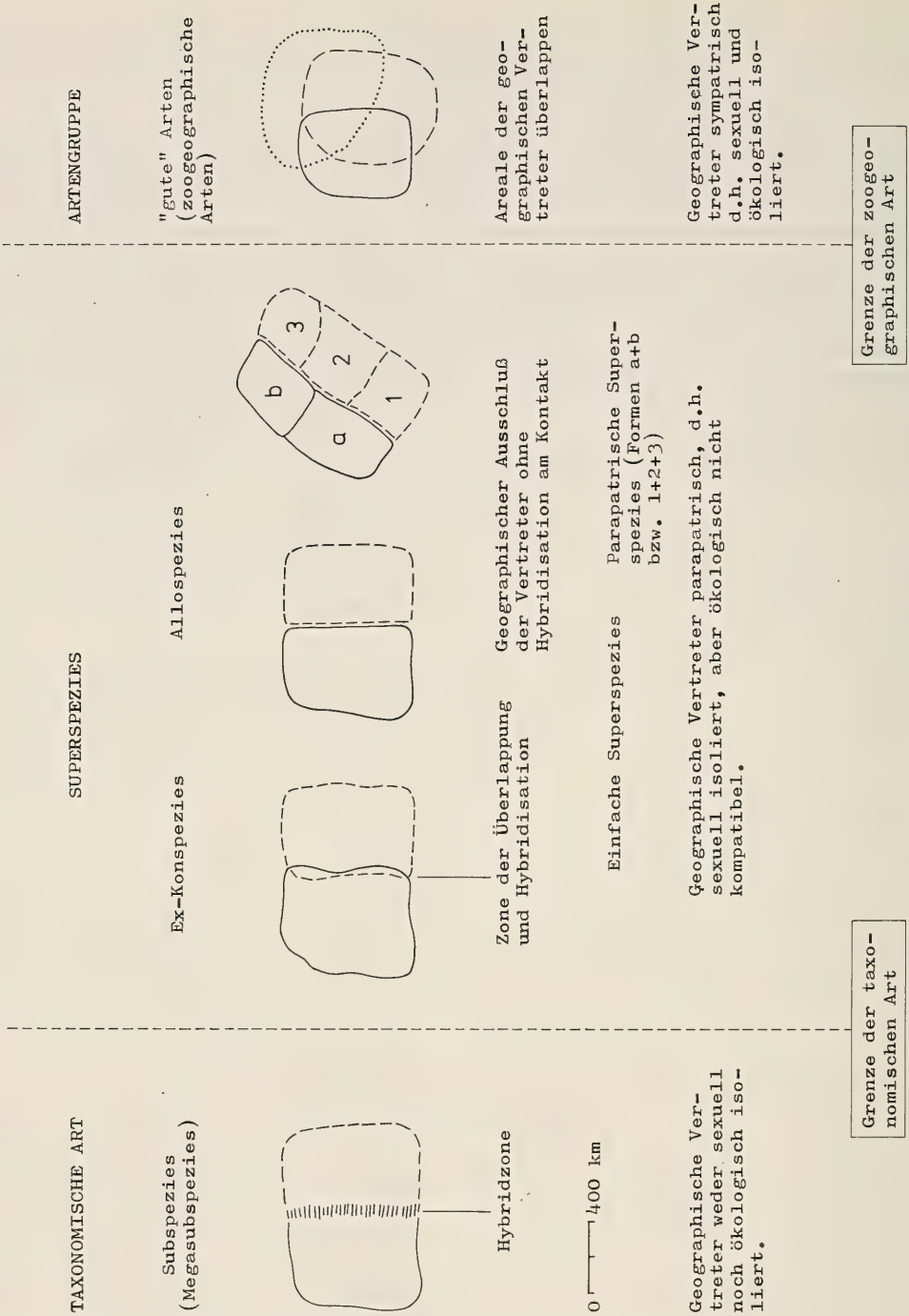


Abb. 7: Stadien intermediärer Differenzierung geographischer Vertreter zwischen den Kategorien der Subspezies (links) und der „guten" Art (rechts). Schematische Darstellung der Areale von geographischen Vertretern und deren Beziehungen zueinander entlang von Kontaktzonen. Einfache Superspezies des Diagramms sind polytypische Superspezies im Sinne von BOCK & FARRAND (1980).

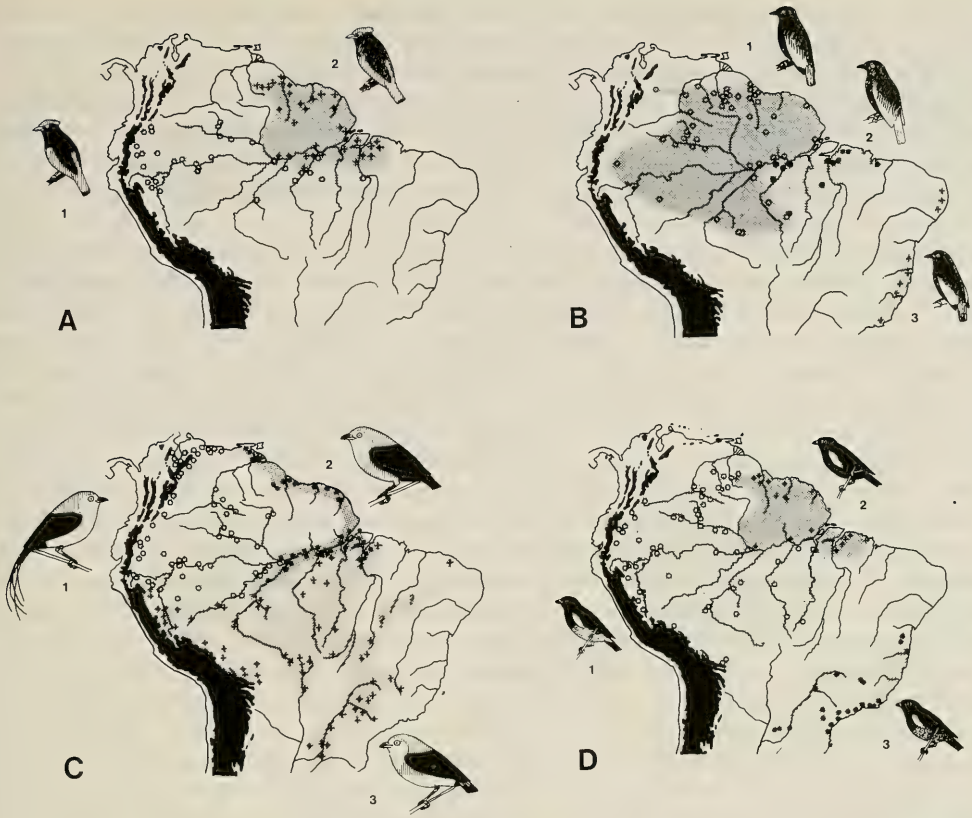


Abb. 8: Superspezies amazonischer Waldvögel. **A** *Phoenicircus carnifex* Superspezies (1. *P. nigricollis,* 2 *P. carnifex);* der Hinterkörper ist ausgedehnt rot (schraffiert). **B** *Xipholena punicea* Superspezies (1. *X. punicea,* 2 *X. lamellipennis,* 3 *X. atropurpurea;* Gefiederfärbung dunkel purpurn mit weißen Flügeln und rosa oder weißem Schwanz). **C** *Pipra aureola* Superspezies (1 *P. filicauda,* 2 *P. aureola,* 3 *P. fasciicauda);* Gefiederfärbung schwarz (schwarz), rot (gestreift) und gelb (punktiert). **D** *Euphonia cayennensis* Superspezies (1 *E. rufiventris,* 2 *E. cayennensis,* 3 *E. pectoralis);* Gefiederfärbung stahlblau und schwarz (schwarz), kastanienbraun (punktiert). Anden über 2000 m in Schwarz. Abgeändert nach HAFFER (1970a).

Kolibris (Trochilidae), Ameisenvögel (Formicariidae), Tyrannen-Fliegenschnäpper (Tyrannidae) und Tangare (Thraupidae), möglichst in Verbindung mit einer genauen Kartierung der Areale der Superspezies und ihrer jeweiligen geographischen Vertreter (Allospezies). Weltweit mögen den gegenwärtig bekannten 9021 taxonomischen Arten etwa 5000–6000 zoogeographische Arten entsprechen (BOCK & FARRAND 1980) bzw. 7000 ± 200 zoogeographische Arten nach der Schätzung von MAYR (1980).

Verschiedenartige Situationen, die uns heute den Prozeß der Artentstehung illustrieren wie das Vorkommen isolierter Populationen und sekundärer Kontaktzonen, finden sich nach VUILLEUMIER (1981) bei Vögeln der meisten neotropischen Habitate, sind jedoch möglicherweise etwas auffälliger bei Vögeln geschlossener Wälder als bei Vögeln offener Habitate. Während der Speziation entstehen wahrscheinlich auch hin und wieder auffällige Änderungen der ökologischen Präferenzen (Habitatverschiebungen), dokumentiert durch das Vorkommen von wald- und nichtwaldbewohnenden Allospezies innerhalb derselben Superspezies. VUILLEUMIER (l. c.) erwähnt als Beispiele die *Phrygilus gayi* Superspezies, die *Phalcobaenus megalopterus* Superspezies, die *Thamnophilus caerulescens* Superspezies und vermutet, daß ähnlich wie in Afrika auch in Südamerika weniger als 10% der Superspezies aus Vertre-

tern bestehen, die entweder Waldgebiete oder offene Habitate bewohnen. Das Modell des „vanishing refuge" (Vanzolini & Williams 1981) ermöglicht eine Vorstellung über den ökologischen Mechanismus der Entstehung derartiger Habitatverschiebungen nahe verwandter Arten in Gebieten, die Klima und Vegetationsschwankungen erlebt haben. Eine umfassende Analyse der Rolle ökologischer Faktoren für den Artbildungsvorgang neotropischer Vögel wird erst möglich sein, wenn quantitative Daten über Habitatpräferenzen, Nischenbreite, Gelegegröße, territoriales und anderes soziales Verhalten, Nahrungssuche und Lebensalter einer großen Anzahl verschiedener Vogelarten Südamerikas bekannt sein werden (Vuilleumier 1981).

Zahlreiche Beispiele unterschiedlicher taxonomischer Differenzierung bei geographischen Vertretern von der Kategorie der Subspezies über Allospezies bis zu „guten" biologischen Arten (Abb. 7) wurden bei neotropischen Vögeln analysiert; z. B. die Hybridzonen zwischen den Tukanformen *Ramphastos t. tucanus* × *cuvieri, R. v. vitellinus* × *culminatus* und *R. v. ariel* × *culminatus* (Haffer 1974), das Vorkommen zahlreicher Allospezies und die begrenzte geographische Überlappung (Sympatrie) bei einzelnen Allospezies innerhalb von Verwandtschaftsgruppen, deren übrige Vertreter allopatrisch oder parapatrisch sind (Haffer 1983 a). Beispiele für die letztere Situation begrenzter Überlappung sind die Tukane *Ramphastos vitellinus ariel/R. dicolorus* in Südost-Brasilien und die Hokkohühner *Penelope jacquacu/P. marail* in Süd-Venezuela. In jeder dieser Verwandtschafts-Gruppen sind die transgredierenden Arten nicht nur reproduktiv voneinander isoliert (wie ihre parapatrischen Verwandten), sondern auch ökologisch kompatibel. Sie charakterisieren ihre jeweiligen Verwandtschaftsgruppen als Übergangsstadien zwischen den Kategorien der Superspezies und Artengruppe (Abb. 7). Andere Verwandtschaftsgruppen bestehen aus 4–6 (oder mehr) Allospezies, von denen 2 und 2 oder 2 und 3 (etc.) untereinander näher verwandt sind als mit den anderen Allospezies ihrer jeweiligen Verwandtschaftsgruppe; diese Gruppen sind als parapatrische Superspezies anzusehen.

Wenn bei der monographischen Bearbeitung einer größeren taxonomischen Einheit keine Superspezies oder Artengruppen erfaßt werden (können), sollte in jedem Falle der Versuch einer informellen Gruppierung und diesbezüglichen Diskussion der Arten innerhalb größerer Gattungen gemacht werden, um eine gegebenenfalls vorhandene unterschiedliche biologische Differenzierung der Arten bzw. Gruppen von Arten zum Ausdruck zu bringen. Die traditionellen taxonomischen Kategorien der Subspezies, Spezies und Gattung erlauben zwar eine wichtige und biologisch sinnvolle Klassifizierung, die jedoch im Hinblick auf die fein abgestuft differenzierten Subspezies- und Art-Populationen nur sehr grob ist.

Die ausgeprägte geographische Variation vieler neotropischer Vögel wurde bisher im traditionellen Rahmen unter Betonung taxonomischer Aspekte von Populationsunterschieden in Körpergröße und Gefiederfärbung untersucht, was zur Beschreibung von zahllosen Subspezies südamerikanischer Vögel führte, aber die Analyse regionaler Muster der geographischen Variationen nicht ermöglichte. Haffer & Fitzpatrick (MS) haben erstmalig quantitative Untersuchungen der geographischen Variation mehrerer amazonischer Vogelarten mit unterschiedlicher Lebensweise durchgeführt und die Ergebnisse mit Hilfe von Komputerprogrammen analysiert (ähnlich den Untersuchungen mehrerer Autoren über Arten der nördlichen gemäßigten Breiten). Dabei wurden Konturkarten geographischer Merkmalsausprägung erstellt, die regional unterschiedliche Gradienten von Merkmalsänderungen der einzelnen Arten illustrieren. Gebiete mit mehr oder weniger einheitlicher Merkmalsausprägung und dazwischenliegende Zonen steiler oder flacher Merkmalsänderung können auf den Karten mühelos identifiziert werden und lassen artlich verschiedene regionale Muster der geographischen Merkmalsvariation erkennen.

Ökologie und Lebensweise neotropischer Vögel

Nur für einen sehr kleinen Teil der rund 3300 neotropischen Vogelarten sind Einzelheiten über Lebensweise, Brutbiologie und Verhalten bekannt, obwohl eine rasch zunehmende Zahl von Beobachtern reiches Material zusammenträgt. In den ersten Jahrzehnten dieses Jahrhunderts taten dies insbesondere William Beebe (z. B. Beebe et al. 1917), der in British Guiana (jetzt Guyana) und Venezuela arbeitete, und Frank M. Chapman (z. B. 1929, 1938), der auf Barro Colorado Island im Panamakanal beobachtete. Seitdem haben folgende Ornithologen, die kontinuierlich viele Jahre in den Tropen der Neuen Welt leben oder gelebt haben, die Kenntnis zahlreicher Arten vervollständigt: In Mittelamerika arbeitet Dr. Alexander F. Skutch seit 1930 und hat über die Biologie, insbesondere die Nistgewohnheiten, einer großen Zahl von Vogelarten in vielen hervorragend geschriebenen Publikationen berichtet (z. B. 1954, 1960, 1967, 1969b, 1972, 1981). ,,Spätere Geschlechter werden ihn unter die großen Klassiker der Feld-Ornithologie einreihen" sagte E. Stresemann (1955) in der Besprechung einer der wichtigen Veröffentlichungen von A. Skutch. Dr. Helmut Sick lebt seit 1939 in Brasilien und hat auf vielen beschwerlichen Expeditionen wichtige Beobachtungen zur Lebens- und Nistweise der Vögel des Landes angestellt, so z. B. über den heimlich lebenden Bodenkuckuck *Neomorphus geoffroyi* (1949), den amazonischen Schirmvogel *Cephalopterus ornatus* (1954) und die Balz der Schnurrvögel (Pipridae; 1959b). Eine Zusammenfassung seiner Lebensarbeit ist als ,,Einführung in die Ornithologie Brasiliens" in Vorbereitung. François Haverschmidt lebte in Surinam während der Jahre 1948–1968 und hat wesentliche Beiträge zur Kenntnis der Lebensweise zahlreicher neotropischer Vogelarten geliefert; die meisten seiner Veröffentlichungen sind in seinem Hauptwerk ,,The Birds of Surinam" (1968) zusammengestellt. Paul A. Schwartz untersuchte über 25 Jahre lang die Gewohnheiten und die Stimmen zahlreicher Arten Venezuelas bis zu seinem plötzlichen Tod im April 1979; er war einer der besten Kenner der Vögel des nördlichen Südamerika und hat viele in Venezuela temporär arbeitende Ornithologen selbstlos unterstützt.

Sehr detaillierte Studien über ausgewählte Vögel neotropischer Wälder haben auch das Ehepaar Dr. D. W. Snow und Mrs. B. Snow sowie Dr. E. O. Willis durchgeführt, erstere vorwiegend über Schmuckvögel (Cotingidae), Schnurrvögel (Pipridae) und Kolibris (Trochilidae); eine hervorragend geschriebene Zusammenfassung ihrer Untersuchungsergebnisse liegt in Buchform vor (D. Snow 1976b). Dr. Willis arbeitet besonders über die Lebensgewohnheiten von Ameisenvögeln (Formicariidae) und Baumrutscher (Dendrocolaptidae).

Studien über einzelne Arten

Im folgenden stelle ich in systematischer Reihenfolge einige wichtige Arbeiten aus neuerer Zeit zusammen, die in unterschiedlich umfassender Weise über die Biologie einzelner Arten oder Gruppen berichten. Für alle Familien sind in jedem Falle die Bücher von Skutch (1954, 1960, 1967, 1969b, 1972, 1981) über seine Beobachtungen in Mittelamerika heranzuziehen; siehe auch Haverschmidt (1968) für Vögel des nordöstlichen Südamerika und Marchant (1960) für Vögel der trockenen Santa Elena-Halbinsel in West-Ekuador. Eine große Zahl von Rufen und Gesängen neotropischer Vögel ist während der letzten Jahrzehnte auf Band aufgenommen worden und im Original oder in Kopie zumeist in der größten Stimmensammlung amerikanischer Vögel, der Library of Natural Sounds der Cornell Universität (USA), vorhanden (Gulledge 1979). Die in Form von Schallplatten oder Kassetten veröffentlichte Auswahl an südamerikanischen Vogelstimmen sind in den Discographien von Boswall & Freeman (1974) und Boswall & Kettle (1980) zusammengestellt und kommentiert worden; kürzlich ist eine Kassette mit peruanischen Vogelstimmen hinzugekommen (Coffey & Coffey 1981).

Non-Passeriformes.

Steißhühner (Tinamidae): *Nothocercus bonapartei* in den venezolanischen Anden (Schäfer 1954), *Nothoprocta ornata* der trockenen Hochebene von Süd-Peru (A. & O. Pearson 1955), *N. cinerascens* der Buschländer von Pa-

raguay und Argentinien (LANCASTER 1964 a), *Crypturellus boucardi* der regenfeuchten Wälder Mittelamerikas (LANCASTER 1964 b).

Taucher (Podicipedidae): eine vergleichend-ökologische Studie über peruanische Taucher (FJELDSÅ 1981 a, d).

Reiher (Ardeidae): Kuhreiher *Bubulcus ibis* nach Beobachtungen in Kolumbien (LANCASTER 1970, BORRERO 1972); die stürmische Ausbreitung dieser Art insbesondere in der Neuen Welt haben HANDTKE & MAUERSBERGER (1977) analysiert.

Wehrvögel (Anhimidae): Beobachtungen über den Horn-Wehrvogel in Kolumbien (GILL et al. 1974).

Greifvögel (Accipitridae): Harpyie-Adler *(Harpia harpyja)* in Surinam (FOWLER & COPE 1964, RETTIG 1978); *Oroaëtus isidori* in den kolumbianischen Anden (LEHMANN 1959).

Rallen (Rallidae): Hochandine Bläßhühner *Fulica americana* und *F. gigantea* (FJELDSÅ 1981 a, b).

Kuckucke (Cuculidae): *Tapera naevia* in Surinam (HAVERSCHMIDT 1961), *Neomorphus geoffroyi* (SICK 1949, ROTH 1981) in Brasilien, *crotophaga*-Arten (kooperatives Gruppenbrüten) und *Coccyzus pumilus* nach Beobachtungen in Kolumbien und Costa Rica (KÖSTER 1971, SMITH 1971, RALPH 1975, VEHRENCAMP 1977, 1978).

Fettschwalme (Steatornithidae): Brutbiologische und ökologische Untersuchungen am Fettschwalm *(Steatornis caripensis)* in Trinidad (D. SNOW 1961, 1962 c) und in Ekuador (B. SNOW 1979).

Segler (Apodidae): *Chaetura-* und *Cypseloides*-Arten nach Beobachtungen in Trinidad (SNOW 1962 d, COLLINS 1968), *Chaetura*-Arten in Brasilien (SICK 1950, 1959 a).

Kolibris (Trochilidae): zahlreiche quantitative ökologische und ethologische Beobachtungen an verschiedenen Arten haben die Kenntnisse der Biologie dieser großen Familie sehr gefördert: in Mexiko (WAGNER 1954, 1955, 1959, 1966), in Kolumbien (BORRERO 1975, SCHUCHMANN 1978, SCHMIDT-MARLOH & SCHUCHMANN 1980, SNOW & SNOW 1980), an *Glaucis-* und *Phaethornis*-Arten in Trinidad und im nordöstlichen Südamerika (B. SNOW 1973 a, b; D. & B. SNOW 1973) sowie in Mittelamerika (STILES & WOLF 1979), allgemeine Untersuchungen am Riesenkolibri *Patagonas gigas* der Hoch-Anden (ORTIZ-CRESPO 1974) und die detaillierte Studie von CARPENTER (1976; siehe auch LANGNER 1973) am Hochlandkolibri *Oreotrochilus estella* in Bolivien unter Betonung physiologischer Aspekte. SCHUCHMANN (1979 a, b) und SCHUCHMANN et al. (1979) analysierten energetische Fragen der Lebensweise mehrerer kolumbianischer Arten im Gelände und im Labor. Weitere Daten zur Lebensweise mehrerer Arten in Abhängigkeit von der Nahrungsverteilung werden in den Abschnitten über Co-Evolution (S. 151) sowie über Arena-Balz (S. 150) zusammengefaßt.

Trogons (Trogonidae): Beobachtungen am Quetzal *(Pharomachrus mocinno;* LA BASTILLE et al. 1972).

Glanzvögel (Galbulidae): Der Paradiesglanzvogel *(Galbula dea)* in Guyana (BURTON 1977); biologische Vergleiche zwischen Glanzvögeln und Bienenfressern (FRY 1970).

Tukane (Ramphastidae): Der Rotschnabeltukan *(Ramphastos tucanus)* in Guyana (BOURNE 1975) und der Fischertukan *(R. sulfuratus)* der nordwestlichen Neotropis (SKUTCH 1971).

Passeriformes.

Baumrutscher (Dendrocolaptidae) und Horneros (Furnariidae): FEDUCCIA (1970) hat eine nützliche Zusammenfassung über die Naturgeschichte dieser Familien veröffentlicht (siehe auch FEDUCCIA 1973 und VAURIE 1980). Detailstudien einzelner Arten sind die von WILLIS (1972 b, 1979 a) über die Lebensweise und das Verhalten von *Dendrocincla fuliginosa* und *D. merula* sowie die von HERMANN & MEISE (1965) und FRAGA (1980) über den Töpfervogel *Furnarius rufus.* Kooperatives Gruppennisten gibt es beim Dornvogel *Phacellodomus rufifrons* (SKUTCH 1969 a). M. KOEPCKE (1965) berichtete über die Lebensweise einiger Furnariiden des trockenen pazifischen Andenabhanges von Peru.

Ameisenvögel (Formicariidae): Mehrere Arten, die in den tropischen Wäldern mehr oder weniger regelmäßig den Zügen der Wanderameisen folgen, um von den Ameisen aufgescheuchte Insekten und Spinnen zu erbeuten, wurden von E. O. WILLIS im Detail studiert (WILLIS 1967, 1968 a, b, 1969, 1972 c, 1973, 1979 c, 1981). Beobachtungen an mehreren Arten Nord-Venezuelas hat SCHÄFER (1969) veröffentlicht. Weitere Daten liegen vor für *Grallaricula ferrugineipectus* (SCHWARTZ 1957), *Sakesphorus canadensis* (HAVERSCHMIDT 1953), *Gymnopithys rufigula* (ONIKI 1971, *Myrmeciza exsul* (WILLIS & ONIKI 1972), *Thamnophilus punctatus* (ONIKI 1975) und *Rhopornis ardesiaca* (WILLIS & ONIKI 1981).

Schmuckvögel (Cotingidae): Einzelheiten der Lebensweise mehrerer Arten dieser ausschließlich neuweltlichen Waldvögel sind heute bekannt, z. B. über *Xipholena*-Arten (SICK 1970, 1979 a), *Carpodectes antoniae* (SKUTCH 1970), *Zaratornis stresemanni* (PARKER 1981) *Querula purpurata,* bei welcher Art kooperative Gruppenbildung vorkommt (SNOW 1971 b), über die schwarz-goldene Kotinga *Tijuca atra* (SNOW & GOODWIN 1974), den amazonischen Schirmvogel *Cephalopterus ornatus* (SICK 1954), den Kapuzinervogel *Perissocephalus tricolor* (B. SNOW

1972) und über Glockenvögel *(Procnias*-Arten; D. SNOW 1973 b, B. SNOW 1970, 1973 c, 1977). Eine ausgezeichnete zusammenfassende Darstellung der Lebensweise aller Arten dieser Familie hat D. SNOW (1982) gegeben.

Felsenhähne (Rupicolidae): Das eigenartige Arena-Balzverhalten des Felsenhahns *(Rupicola rupicola)* untersuchte erstmalig GILLIARD (1962); weitere Daten zur Brutbiologie brachte SNOW (1971 c).

Schnurrvögel (Pipridae): Die Arenabalz, das Brutverhalten und die Populationsökologie von *Pipra erythrocephala* und *Manacus manacus* sind in Einzelheiten bekannt (SNOW 1962 a, LILL 1976 bzw. SNOW 1962 b, LILL 1974, 1975, 1976) und machen diese Arten zu den best untersuchten Vögeln des tropischen Südamerika. Weitere aufschlußreiche, aber weniger detaillierte Studien über andere Schnurrvögel sind die von SCHWARTZ & SNOW (1979) über *Pipra filicauda* (Abb. 11) und von SLUD (1957), D. SNOW (1971 d, 1977 b) und FOSTER (1976, 1977, 1981) über *Chiroxiphia*-Arten. Vergleichende Übersichten und Analysen des unterschiedlich komplizierten Balzverhaltens der Schnurrvogel-Arten brachten nach eigenen Beobachtungen SICK (1959, 1967) und SNOW (1963). Das für einen breiteren Leserkreis bestimmte Buch „The Web of Adaptation. Bird Studies in the American Tropics" (D. SNOW 1976 b) enthält neben Angaben über andere Themen eine flüssig geschriebene Zusammenfassung der Untersuchungen des Ehepaares SNOW über die Biologie der Schmuck- und Schnurrvögel.

Tyrannen-Fliegenschnäpper (Tyrannidae): Einige der neueren Arbeiten über Arten dieser Familie sind die Notizen über die Lebensgewohnheiten von *Myiozetetes cayennensis* (HAVERSCHMIDT 1971), *Tolmomyias flaviventris* (HAVERSCHMIDT 1974), *Contopus albogularis* (MEES 1973), *Pipromorpha oleaginea* (WILLIS et al. 1978, B. & D. SNOW 1979), den Flammenkopf *Oxyruncus cristatus* (SICK 1971) und über das Verhalten von Arten der *Serpophaga*- und *Muscisaxicola*-Gruppen (SMITH in SMITH & VUILLEUMIER 1971, SMITH 1971). Eine vergleichende Analyse der unterschiedlichen Verhaltensweisen der Arten der Familie bei der Nahrungssuche (FITZPATRICK 1980 a) stützt die auf anatomischen und anderen Strukturmerkmalen unabhängig entwickelte Klassifikation der Tyrannen durch TRAYLOR (1977).

Rabenvögel (Corvidae): Über die Lebensweise einiger südamerikanischer Häher hat HARDY (1969 b) berichtet.

Stärlinge (Icteridae): Eine ausführliche Monographie der Stirnvögel *Psarocolius decumanus* und *P. angustifrons* nach Studien von SCHÄFER (1957) in Venezuela macht diese in Beutelnestern koloniebrütenden, auffälligen Vögel zu gut bekannten Vertretern der neotropischen Avifauna; siehe auch die früheren Beobachtungen von TASHIAN (1957) und DRURY (1962) über den Nestbau und das Nistverhalten von *P. decumanus.* Weitere ausgewählte Veröffentlichungen über Arten dieser Familie sind die von ORIANS (1973) über *Agelaius phoenicius* im tropischen Röhricht, von ORIANS et al. (1977) über den bolivianischen *Oreopsar bolivianus* und von SICK & OTTOW (1958) über *Molothrus bonariensis.*

Schwalbentangare (Tersinidae): Eine ausführliche Naturgeschichte von *Tersina viridis* hat SCHÄFER (1953) in Nord-Venezuela erarbeitet.

Zuckervögel (Coerebidae): Daten zur Biologie einiger Arten publizierten GROSS (1958), MOYNIHAN (1968) sowie B. & D. SNOW (1971).

Tangare (Thraupidae): Die Arten der Gattung *Habia* sind durch die Beobachtungen von WILLIS (1960 a, b; 1961, 1966 a, 1972 a) recht gut bekannt und MOYNIHAN (1962 a, b) hat gewisse Verhaltensweisen von *Ramphocelus dimidiatus* und von *Chlorospingus*-Arten beschrieben. B. & D. SNOW (1971) stellten vergleichende Untersuchungen zur Ökologie der Nahrungssuche mehrerer Arten in Trinidad an.

Finken (Fringillidae): Im Bergland Mittel- und Südamerikas sowie im gesamten gemäßigten Südamerika lebt in offenen (waldlosen) Gebieten, auch in Parks der Städte, der Morgenammer *Zonotrichia capensis,* dem A. & V. MILLER (1968) eine ausführliche Monographie nach Beobachtungen in Kolumbien gewidmet haben. An dieser häufigen Art wurden in verschiedenen Teilen des ausgedehnten Verbreitungsgebietes auch Untersuchungen über die geographische Variation des Gesangs angestellt (Dialektbildung; NOTTEBOHM & SELANDER 1972, KING 1972) und über jahreszeitliche Brut- und Mauserzyklen (MILLER 1961, WOLF 1969, DAVIS 1971, EPPLE et al. 1972, HANDFORD 1980). Als Beispiele weiterer Studien an südamerikanischen Finken seien die Beobachtungen von MOYNIHAN (1963 a) über das Ausdrucksverhalten von *Arremonops conirostris,* von ALDERTON (1963) über die Brutbiologie des Grasfinken *Volatinia jacarina* sowie die von M. KOEPCKE (1963 b) über mehrere Arten des peruanischen Küstengebietes genannt.

Eingebürgerte Vogelarten: Nur 5 eingeführte Arten haben sich in Südamerika voll integriert und sind damit Bestandteil der Fauna geworden (SICK 1968 b): die Kalifornische Schopfwachtel *(Lophortyx californicus)* in Teilen von Chile und Argentinien; der afrikanische Wellenastrild *(Estrilda astrild)* in der Umgebung einiger Städte Südost-Brasiliens, aber auch in Manaus am mittleren Rio Amazonas (siehe auch OREN & SMITH 1981); der Haussperling *(Passer domesticus),* der das ganze gemäßigte Südamerika bewohnt und nunmehr den Straßen und Ortschaften folgend nordwärts in das tropische Ame-

rika vorrückt. Er hat an der Pazifikküste Lima–Callao passiert und dringt der Küste und dem neuen Straßennetz folgend sogar nach Amazonien ein (Manaus, Belém; SMITH 1980); der Grünling *(Carduelis chloris)* und der Distelfink *(Carduelis carduelis)* sind in Uruguay eingebürgert worden, wo sie nur die Umgebung der Stadt Montevideo bewohnen.

Kooperatives Nisten (kommunale Brutpflege): ein Aspekt der Lebensweise tropischer und subtropischer Vögel, der in den letzten Jahren im Rahmen soziobiologischer Diskussionen über „Altruismus" herausgestellt wurde, ist das kooperative Nisten vieler Arten, wobei außer den Eltern ein oder mehrere „Helfer" an der Aufzucht der Jungen teilnehmen (Helfer sind unabhängige Jungvögel in ihrem 1. Lebensjahr oder ältere Vögel, die aber noch nicht fortpflanzungsfähig sind sowie erwachsene Vögel, die selbst brüten oder nicht brüten). Beobachtungen über kooperative Brutpflege bei Vögeln wurden zunächst von SKUTCH (1935, 1961) an neotropischen Arten zusammenfassend diskutiert, aber erst wesentlich später in ihrer evolutionsbiologischen Bedeutung und weltweiten Verbreitung erkannt (BROWN 1978, FRY 1978). In einigen Fällen zeigen die Ergebnisse, daß Helfer den Bruterfolg tatsächlich erhöhen (durch Hilfe bei der Nahrungssuche, beim Füttern von Nestlingen und ausgeflogenen Jungen, bei Bebrütung und Nestbau, bei der Verteidigung des Nestterritoriums, bei der Entdeckung von Feinden und beim Hassen auf sie); siehe auch BROWN et al. (1982). Möglicherweise sind im Hinblick auf die relativ niedrige Mortalität nichtwandernder, tropisch-subtropischer Vögel die Habitate in diesen Breiten „gefüllt"; das könnte zur Verzögerung der Fortpflanzungsfähigkeit und zum Verbleiben von Jungvögeln im wohlbekannten elterlichen Brutgebiet führen, um sogleich dann anwesend zu sein, wenn ein Teil oder das ganze elterliche Territorium frei werden. Kooperative Brutpflege ist schon von über 100 Vogelarten bekannt, kommt aber wahrscheinlich bei wesentlich mehr Arten vor (jedoch nur selten bei Koloniebrütern) und wurde von über 40 neuweltlichen Arten beschrieben (WOOLFENDEN 1976, FRAGA 1979): einige Vertreter der Greifvögel, Kuckucksvögel *(Crotophaga, Guira, Opisthocomus)*, Segler *(Chaetura)*, Buccos *(Monasa)*, Tukane *(Pteroglossus)*, Spechte und Vertreter von mehreren Familien der Sperlingsvögel (Passeriformes).

Ökophysiologische Aspekte der Lebensweise neotropischer Vögel wurden bei Kolibris untersucht (s. oben). Das Verständnis wurde weiter gefördert durch die Messung der Körpertemperaturen (ONIKI 1972, 1974) und die Bestimmung der metabolischen Umsatzraten (VLECK & VLECK 1979, WEATHERS 1979) mehrere Arten des tropischen Tieflandes.

Zahlreiche Beobachtungen über ökologische Einpassungen unterschiedlicher Lebensformen bei peruanischen Vögeln sind in dem breit angelegten Werk von H.-W. KOEPCKE (1973) enthalten.

Fruchtfressen

Ein Aspekt der Ernährung tropischer Vögel mit weitreichenden Implikationen ist das Fruchtfressen (SNOW 1971 a, MORTON 1973, FOSTER 1978). Die Ausbreitung von Früchten durch Tiere wie Reptilien, Vögel und Säuger ist wahrscheinlich vor langen Zeiträumen in den Tropen entstanden und hat zu sehr komplexen Anpassungen auf beiden Seiten geführt. Wind-Ausbreitung von Samen kommt dagegen unter weniger günstigen Umweltbedingungen in höheren Breiten und unter stärker jahreszeitlichen Klimaten vor und ist wahrscheinlich eine spätere Entwicklung. Die symbiotische Beziehung zwischen Fruchtfressern und Pflanzen besteht darin, daß das Fruchtfleisch den Vögeln als Nahrung dient und die Kerne (Samen) von den Vögeln an entfernter Stelle unversehrt entweder ausgewürgt oder aus dem Darm ausgeschieden werden. Verschiedenartige „Strategien" der Früchte im Hinblick auf ihre Ausbreitung durch Vögel sind a) auffällige Farbe, b) leichte Zugänglichkeit, c) relativ hoher Nährstoffgehalt, d) die Produktionsfülle sowie e) in manchen Fällen eine zeitliche Staffelung von Blüte- und Fruchtperioden nahe verwandter sympatrischer Pflanzenarten, möglicherweise damit ein etwa gleichmäßiges Angebot an Nektar bzw. Früchten besteht.

Aus den genannten Zusammenhängen ergeben sich mehrere evolutionsbiologische Konsequenzen für Tropenvögel: 1. Die größere Breite ganzjährig vorhandener, verschiedenartiger Resourcen (wie z. B. das reiche Angebot an Früchten, insbesondere in der Neotropischen Region) im Vergleich zur Si-

tuation in den gemäßigten Klimazonen ist eine der ökologischen Voraussetzungen für den großen Artenreichtum der tropischen Tierwelt; viele tropische Arten haben keine ökologisch äquivalenten Vertreter in den gemäßigen Breiten. 2. Der Gradient zunehmender Farbenpracht bei Vögeln in Richtung auf die Tropen ist wahrscheinlich durch die Addition von nektar- und fruchtfressenden Vogelgruppen zur tropischen Fauna entstanden (z. B. Kolibris, Tukane, Jacamare, Papageien, Trogons, die außer Kolibris in höheren Breiten fehlen). 3. Früchte sind auffällig und werden in Fülle angeboten. Diese „Strategie" der Früchte bietet den Fruchtfressern relativ wenige Möglichkeiten für Spezialisierungen und ist wahrscheinlich der Grund dafür, daß vorwiegend oder ausschließlich fruchtfressende Vogelfamilien z. B. Pipridae, Cotingidae) relativ artenarm sind (siehe S. 140). 4. Das Angebot an Früchten in den Tropen war wahrscheinlich eine der ökologischen Voraussetzungen für die Entstehung des Arenaverhaltens bei verschiedenen Vogelgruppen (siehe S. 150). 5. Früchte und Insekten enthalten vergleichbare Mengen an Proteinen und würden daher ähnliche Wachstumsraten von Vogelnestlingen verständlich machen. Jedoch erzeugen diejenigen Früchtemengen, die für die Bereitstellung der benötigten Proteine erforderlich sind, Kalorien, die weit über das notwendige Maß hinausgehen. Das mag der Grund dafür sein, daß Fruchtfresser vielfach an ihre Nestlinge Insekten verfüttern und daher vollständiges Fruchtfressertum unter Vögeln so selten ist.

Vogelgemeinschaften

Als Vogelgemeinschaft wird in weiter Fassung des Begriffs die Gesamtheit oder ein Teil der Gesamtheit der Vögel angesehen, die gegenwärtig in den verschiedenen Lebensräumen nahe beieinander leben (MacArthur 1971). Dabei ist es nicht wichtig, ob diese Gruppen als separate Einheiten existieren, sondern zunächst nur, ob gewisse erkennbare Gesetzmäßigkeiten Verallgemeinerungen erlauben. Die Analyse der Faktoren, die den Umfang, die Zusammensetzung und Entstehung von Vogelgemeinschaften unterschiedlicher Habitate (z. B. verschiedener Wald- oder Graslandschaften) bestimmen, basiert auf dem genauen Studium lokaler Avifaunen oder sogar ganzer Lokalfaunen im Hinblick auf das ökologische Vorkommen der einzelnen Arten und deren zwischenartliche Beziehungen. Kritische Fragen betreffen die Bedeutung struktureller, historischer, taxonomischer und ökologischer Aspekte der Vegetation der betreffenden Habitate sowie die Rolle der interspezifischen Konkurrenz innerhalb der Vogelgemeinschaften.

Besonders anregend für den gesamten Bereich der Ökologie waren in dieser Hinsicht die Arbeiten des früh verstorbenen Robert H. MacArthur im gemäßigten und tropischen Amerika (Zusammenfassung 1972), der aus seinen Befunden folgerte, daß strukturelle Aspekte der Vegetation (foliage profile, foliage height diversity), interspezifische Konkurrenz und ein dynamisches Gleichgewicht zwischen lokalem Aussterben und Immigration den Umfang und die Zusammensetzung von Vogelgemeinschaften bestimmen. Historische (geologische) und taxonomische Aspekte der Vegetation seien dagegen in dieser Hinsicht von nur untergeordneter Bedeutung.

Von manchen reich differenzierten Familien südamerikanischer Vögel mit über 200 Arten, wie z. B. den Töpfervögeln und Verwandten (Furnariidae) und den Ameisenvögeln (Formicariidae), leben 20–45 Arten an derselben Regenwald-Lokalität. Bis zu 8 oder sogar 10 Arten der sympatrischen Ameisenvögel gehören zur selben Gattung, wie das z. B. für die Ameisenschlüpfer *(Myrmotherula)* gilt. Möglicherweise reduzieren in solchen Fällen vertikale Staffelung der Nahrungszonen im Wald und entsprechende morphologische Merkmale dieser nahe verwandten Arten die interspezifische Konkurrenz (Pearson 1977b); siehe Abb. 9.

Ökomorphologische Zusammenhänge bei neotropischen Vögeln und Vogelgemeinschaften haben Karr & James (1975) quantitativ analysiert. Greenberg (1981) stellte fest, daß unter Vögeln, die Insekten vom Blattwerk absuchen, tropische Arten relativ schlankere Schnäbel haben als ökologisch äquivalente Arten der gemäßigten Breiten. Die betreffenden tropischen Arten nehmen vorwiegend bewegliche Orthopteren auf, während in den gemäßigten Breiten langsamere Schmetterlingsraupen den Hauptteil der Beute ausmachen.

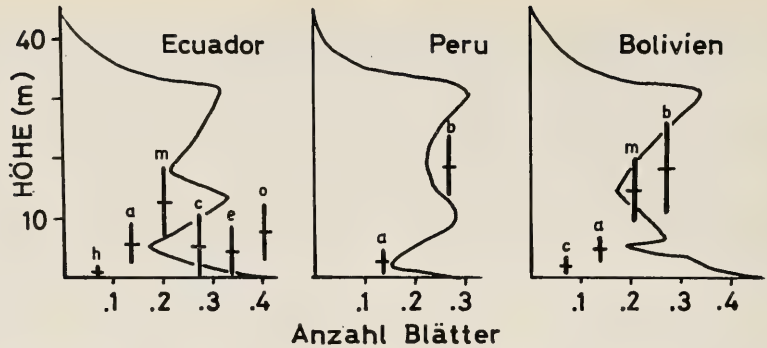


Abb. 9: Vertikale Staffelung der Nahrungszonen von Ameisenvögeln (Formicariidae) im Regenwald des westlichen Amazonien. Standardabweichung (vertikaler Balken) um den Mittelwert (horizontale Linie) der Höhe der Nahrungssuche in Beziehung zum durchschnittlichen Laubwerk-Profil an drei Lokalitäten (nach PEARSON 1977 b). Arten der Gattungen *Hypocnemis* und *Myrmotherula* wie folgt: a – *M. axillaris,* b – *M. brachyura,* c – *H. cantator,* e – *M. erythrura,* h – *M. hauxwelli,* m – *M. menetriesii,* o – *M. ornata.* Trotz ähnlicher und nicht signifikant unterschiedlicher Komplexität des Laubwerks ist der Umfang der lokalen Avifaunen an diesen Lokalitäten recht verschieden.

Langfristige ökologisch-ornithologische Studien lokaler Avifaunen insbesondere im Hinblick auf die Erfassung der Arten, ihr ökologisches Vorkommen und die Mechanismen ihrer Koexistenz wurden in vereinzelten Gebieten der neuweltlichen Tropen erst während der letzten Jahrzehnte in vermehrter Zahl durchgeführt: in einem gestörten Regenwald in Ost-Nicaragua (HOWELL 1957), im perhumiden Regenwald des östlichen Costa Rica (SLUD 1960) und im Trockengebiet von Nordwest-Costa Rica (SLUD 1980), im feuchten Monsunwald von Panama (KARR 1971, WILLIS & EISENMANN 1979), in verschiedenen Montangebieten der Anden von Kolumbien (MILLER 1963, MUNVES 1975, RIDGELEY & GAULIN 1980), Venezuela (SCHÄFER & PHELPS 1954) und Peru (KOEPKE 1954, PEARSON & PEARSON 1978), auf der trockenen Santa Elena Halbinsel von West-Ekuador (MARCHANT 1958), an je einer Lokalität in den Regenwäldern der Tiefländer von Ecuador westlich der Anden (BROSSET 1964, VUILLEUMIER 1978) und östlich dieses Gebirges in Amazonien: Ost-Ekuador (Limoncocha, PEARSON 1977 a), an verschiedenen Lokalitäten in den Regenwäldern der Tiefländer von Ost-Peru (Balta, O'NEILL 1974; Yarinacocha, O'NEILL & PEARSON 1974; Manu, TERBORGH et al. 1982, Tambopata DONOHUE et al. MS), Ost-Bolivien (PEARSON 1975), in einem Waldreservat bei Manaus, am mittleren Rio Amazonas (WILLIS 1977) und an der Amazonas-Mündung bei Belém (NOVAES 1970, 1973; LOVEJOY 1975). Angaben für die einzelnen Vogelarten der Lokalfaunen der genannten Gebiete betreffen das jeweilige Habitat oder gegebenenfalls mehrere Habitate, den Bereich der Nahrungssuche (Erdboden, Unterholz, Kronenbereich, etc.), die Vergesellschaftung und die Häufigkeit. Je nach der Dauer des Aufenthaltes der betreffenden Autoren in den Untersuchungsgebieten wechselt die Vollständigkeit der obigen Listen. Im Hinblick auf das Vorkommen vieler seltener Vogelarten in den Tropen schätzt VUILLEUMIER (1978), daß bei einer Waldvogelfauna von 250–300 Arten mindestens 12 Wochen Geländearbeit notwendig sind, um 90% der betreffenden Avifauna zu erfassen. In den vier Regenwaldgebieten von Ost-Peru (siehe oben) beobachteten jeweils mehrere Ornithologen über einige Monate oder sogar Jahre hinweg, so daß die Gesamtzahlen für diese Gebiete annähernd vollständig sein dürften wie folgt: 417 Arten in Balta (4 km^2, davon 300 Arten Waldvögel i. w. S.), 402 Arten in Yarinacocha (25 km^2), 510 Arten nahe der Cocha Cashu Station im Manu Nationalpark (5 km^2, davon rund 350 Arten Waldvögel i. w. S.) und 516 Arten in einem etwa 100 km^2 großen Gebiet des Tambopata-Reservates, davon rund 350 Arten Waldvögel i. w. S. Etwa 440 der im Tambopata-Reservat angetroffenen Arten sind Brutvögel und machen diese Lokalität, soweit heute bekannt, zur artenreichsten der Erde. Bei Manaus wurden 289 Arten auf etwa 7 km^2 und bei Belém an der Amazonas-Mündung rund 300 Arten auf etwa 20 km^2 festgestellt.

Die Auswertung der Ergebnisse mehrerer lokaler Studien ergab, daß ökologische Theorien um das Konzept der zwischenartlichen Konkurrenz die unterschiedliche Gesamt-Artenzahl in den verschiedenen Regenwald-Gebieten der Erde nicht erklären (Lovejoy 1975, Pearson 1982); weder die unterschiedliche Artenpackung, Laub-Komplexität, das Nahrungsspektrum, die Nahrungsbeständigkeit noch die unterschiedliche Häufigkeit potentieller Konkurrenten anderer Tiergruppen (z. B. Affen) in den Untersuchungsgebieten korrelieren mit der Rangfolge der Artenzahlen der Untersuchungsgebiete. Gesichtspunkte auf der Basis historischer Theorien (pleistozäne Refugien, Insel-Biogeographie) vermögen die Tatsachen besser zu erklären, jedoch sind weitere Aspekte zu testen, wofür sich möglicherweise andere Organismen (z. B. manche Insekten) besser eignen als Vögel.

Auch Vuilleumier & Simberloff (1980) kritisierten die in den letzten Jahren häufiger zu beobachtende Überbetonung der interspezifischen Konkurrenz als der „nachweisliche" Hauptfaktor für die geographische Verbreitung von Vogelarten, insbesondere in den Tropen, und betonten die gleichzeitige Wirkung ökologischer und historischer Faktoren bei der Entstehung der heutigen Verbreitungsmuster von Vogelarten sowie die Schwierigkeiten einer getrennten Analyse beider Faktorenkomplexe. Karr (1980) umreißt in einer vorläufigen Übersicht im Zusammenhang mit einer vergleichenden Studie der Vogelfauna des Unterholzes tropischer Wälder den gesamten Faktorenkomplex, der für die Zusammensetzung und die Struktur von Vogelgemeinschaften wahrscheinlich bestimmend ist: 1. Geschichte: Klima- und Vegetationsfluktuationen; Habitatinseln; Besetzung des tropischen Bereichs auf den verschiedenen Kontinenten durch verschiedene taxonomische Gruppen. 2. Temperatur-Feuchtigkeitsbeziehungen, 3. unterschiedlich ausgeprägte Jahreszeiten, 4. Vegetationsstruktur im Hinblick auf unterschiedliche Pflanzendiversität, Laubvolumen und Laubstruktur, 5. Interspezifische Beziehungen wie zwischenartliche Konkurrenz, Räuber, ökologische Abhängigkeiten nektar- und fruchtfressender Arten, 6. Nahrungsbasis. Forschungsziel ist die Analyse individueller Vogelgemeinschaften auf der Grundlage dieses gesamten Faktorenkomplexes im Hinblick auf eine mögliche spätere Erklärung regionaler Unterschiede der Zusammensetzung von Vogelgemeinschaften.

Populationsdynamik

Obwohl mehrere detaillierte Studien an farbberingten Populationen verschiedener Arten während der letzten Jahrzehnte durchgeführt wurden, sind allgemeine Fragen der Populationsdynamik tropisch-amerikanischer Vögel weiterhin offen, wie z. B. die durchschnittliche Höhe der jährlichen Nestlings- und Erwachsenensterblichkeit in unterschiedlichen Bruthabitaten (Wald, offene Landschaft) und die Bedeutung der Räuber in diesem Zusammenhang. In mehreren tropischen Gebieten werden die meisten Vogelnester ausgeraubt, bevor die Jungen ausfliegen können, d. h. die Verlustrate ist hoch (Ricklefs 1969, Skutch 1966), und zwar vielfach höher in Wäldern als in offenen Gebieten in der Nähe von menschlichen Siedlungen. Im Gegensatz dazu fand Oniki (1979) erstaunlich niedrige Nestverluste (um 20% pro Jahr) bei einigen amazonischen Waldvögeln, einen höheren Wert (80%) bei einer Art des Sekundärbuschwerks, der aber noch unter der hohen Nestmortalität von 88–96% liegt, die Willis (1974) für Waldvögel in Panama feststellte.

Möglicherweise ist in tropischen Wäldern, die von menschlichem Einfluß unberührt sind, der Verlust von Nestern durch Räuber nicht hoch, sondern niedrig! Dafür sprechen neben den in Amazonien festgestellten niedrigen Nestverlusten (Oniki 1979) auch die relativ langen Brut- und Nestlingszeiten tropischer Waldvögel (Ricklefs 1976), die viele verschiedene Möglichkeiten genutzt haben, ihre Nester in der komplex strukturierten Umwelt des Tropenwaldes vor Nesträubern zu verbergen (Koepcke 1972). Wenn der Mensch die großen Räuber wie Adler und Puma in Tropenwäldern als erste ausmerzt, mögen kleine Nesträuber stark überhand nehmen und die hohen Nestverluste in Wäldern mit partiellem Einfluß des Menschen erklären. Die Nestverluste könnten in offenen Anbaugebieten um menschliche Ansiedlungen deshalb wesentlich geringer sein, weil hier in einem weiteren Stadium menschlicher Interferenz auch die kleinen Nesträuber ausgemerzt wurden. Nach diesem Modell würden wir geringe Nestverluste nahe menschlichen Siedlungen erwarten, hohe Verluste in mittleren Zonen und wiederum geringe Nestverluste unter natürlichen Verhältnissen in unberührten Gebieten (Willis & Oniki 1978).

Tropenvögel mit niedriger Gelegegröße haben eine unterschiedlich niedrige jährliche Erwachsenensterblichkeit, die bei 2 Arten von Schnurrvögeln *(Manacus manacus* und *Pipra erythrocephala)* auf ihren relativ sicheren Balztennen nur 10–15% beträgt (Snow 1962a, b). Bei einigen Ameisenvögeln (Formicariidae) werden Werte von 15–35% erreicht, wobei umherstreifende Arten *(Phaenostictus mcleannani, Gymnopithys bicolor)* gefährdeter sind (20–35% Sterblichkeit) als eine stärker stationäre Art *(Hylophylax naevioides)* mit 15% Mortalität pro Jahr, da diese letzteren Vögel wahrscheinlich die Versteckmöglichkeiten in ihren kleinen Territorien besser kennen lernen (Willis 1974). Die jährliche Sterblichkeit des Kolibris *Phaethornis superciliosus* im karibischen Costa Rica beträgt 50%, wobei die Verluste fast ausschließlich während der nahrungsknappen Periode zu Beginn der Trockenzeit auftreten (Stiles & Wolf 1979).

Amazonische Ameisenvögel und der genannte Kolibri mit relativ geringer Lebenserwartung haben eine längere Brutsaison, d. h. brüten wiederholt und produzieren auf diese Weise mehr Junge pro Jahr als andere Arten desselben Gebietes mit höherer oder hoher Lebenserwartung, die nur wenige Monate brüten und von denen einige Paare für eine längere Zeit sogar überhaupt keine Nester bauen (Willis & Oniki 1978).

Gemischte Vogeltrupps

Man wandert oft lange im Regenwald ohne einem Vogel zu begegnen. Dann herrscht plötzlich Leben in den nahen Büschen und Bäumen, wenn Dutzende von Vögeln verschiedener Arten nahrungssuchend um den Beobachter wispern und locken bis der Vogeltrupp weitergezogen ist und es wieder still wird im Wald wie zuvor. Gemischte Vogeltrupps, die aus Individuen verschiedener Arten bestehen, bilden sich in höheren Breiten außerhalb der Brutzeit, sind aber in den Tropen regional unterschiedlich häufig auch ganzjährig zu beobachten und seit über 100 Jahren bekannt. Wichtige Fragen, die Beobachter beim Studium dieses weltweiten Phänomens der gemischten Vogeltrupps auf Nahrungssuche zu beantworten trachten, sind (Diamond 1981): Wer führt und wer folgt? Entstehen die Trupps zufallsbedingt oder schließen sich regelmäßig dieselben Individuen zusammen? Warum suchen verschiedene Arten gemeinsam nach Nahrung? Warum ähneln manche truppbildenden Arten einander recht auffällig?

Geländestudien an verschiedenartigen Vogeltrupps in den Tropen der Neuen Welt haben mit Hilfe der Farbberingung außerordentlich interessante Details über die eng miteinander in Beziehung stehenden Truppmitglieder ergeben. Die „Führer" der Trupps sind als „Kernarten" (nuclear species) in manchen Fällen recht unauffällig (neutral) gefärbt, in anderen Fällen auffällig gefärbt und stimulieren durch häufiges Rufen und ruheloses Verhalten sowie Flügel- oder Schwanzzucken die Truppbildung und den Truppzusammenhalt. Den Kern-Arten folgen die Begleiter-Arten. Interspezifische Konkurrenz der Truppmitglieder wird durch unterschiedliche Körpergröße, verschiedene Nahrung oder Details der Nahrungssuche vermieden. Trupps bilden sich wahrscheinlich aus unterschiedlichen Gründen und mögen in vielen Fällen mehreren Zwecken gleichzeitig dienen. Die zumeist diskutierten Theorien der Truppbildung sind folgende (Powell 1980, Diamond 1981): 1. Konvoy-Theorie. Truppbildung als Antiräuberverhalten. Die Truppmitglieder sind wie in einem „Schiffskonvoy" sicherer, da mehr Augen und Ohren Feinde früher entdecken und Angriffe gegen eine Gruppe schwieriger zu führen sind als gegen Einzelgänger. 2. Treiber-Theorie. Die Truppmitglieder stöbern wie Treiber bei der Jagd Insekten durch ihre Aktivität auf und treiben sie damit anderen Truppmitgliedern zu. 3. Die Effektivität der Nahrungssuche wird durch Auffinden guter Nahrungsgebiete erhöht. Vögel bilden in seltenen Fällen ebenfalls Trupps, um gemeinsam wie eine „Räuberbande" in das Territorium eines Besitzers einzudringen, der ein einzelnes Individuum vertreiben könnte, jedoch nicht den ganzen Trupp.

Zahlreiche Arten neotropischer Waldvögel schließen sich zu gemischten Trupps zusammen, wobei folgende Vergesellschaftungen charakteristisch sind:

1. Trupps fruchtfressender Tangare und Zuckervögel bewegen sich in Panama im Baumkronenbereich und sind vorwiegend aus folgenden Arten zusammengesetzt (Moynihan 1962c): *Tangara inor-*

nata, Thraupis palmarum, Cyanerpes cyaneus sowie *Chlorophanes spiza* als Kernarten und zahlreiche Begleiterarten.

2. Gemischte Vogeltrupps in höheren Bergregionen Panamas bestehen aus dem Buschtangaren *Chlorospingus ophthalmicus* als Kernart und mehreren Arten von Vireos, Waldsängern und Arten anderer Vogelfamilien (Moynihan 1962c, Buskirk et al. 1972, Buskirk, 1976). In Costa Rica bilden sich gemischte Trupps um den Waldsänger *Basileuterus tristriatus,* wobei die beteiligten Arten mit Territorien von 0,5–4 ha Größe das Waldhabitat unabhängig voneinander aufgliedern. Die Paare jeder Art folgen dem Trupp nur im eigenen Territorium. In den andinen Bergwäldern Südamerikas schließen sich Blütenstecher *(Diglossa*-Arten), Zuckervögel *(Conirostrum*-Arten) und andere zu Trupps zusammen und ebenso auch Tangare, Waldsänger, Ammern, Tyrannen u. a. (Vuilleumier 1970a, Moynihan 1979, 1981); auch hier können mehrere Kernarten und zahlreiche Begleiterarten unterschieden werden.

3. Gemischte Trupps insektenfressender Arten, insbesondere Ameisenvögel (Formicariidae), leben im Unterholz (1–10 m Höhe) der Regenwälder des Tieflandes. In Ost-Peru schließen sich 8–12 Arten in je einem Paar (ohne oder mit 1–2 Jungen) zum Trupp zusammen und haben im Gegensatz zu den *Basileuterus tristriatus*-Trupps in Costa Rica (s. oben) identische Nistterritorien, die das sehr große Trupp-Territorium von mehreren hundert Metern Durchmessern bilden (Munn & Terborgh 1980). Die Trupps bestehen hier aus 2 relativ großen *Thamnomanes*-Arten als Kernarten, 3 kleineren *Myrmotherula*-Arten und einer großen *Philydor*-Art als Begleiterarten. Dazu kommen über 30 weitere Arten, die sich mehr oder weniger regelmäßig den Trupps anschließen. Durch das beschriebene Territorialverhalten des Trupps wird möglicherweise in weiten Gebieten des tropischen Amerika die (niedrige) Populationsdichte dieser Waldvogel-Arten einheitlich reguliert. Das gemeinsame Truppterritorium wird auch gemeinsam gegen Nachbartrupps ähnlicher Zusammensetzung verteidigt, wobei jeweils konspezifische Mitglieder gegeneinander antreten. Das sehr große Truppterritorium bleibt jahrelang konstant, und die Truppmitglieder bleiben möglicherweise zeitlebens zusammen.

Auch in Panama besetzen Paare oder Familiengruppen zweier Ameisenvogel-Arten *(Myrmotherula fulviventris* und *Microrhopias quixensis),* die regelmäßig gemischte Trupps bilden, ein gemeinsam genutztes und verteidigtes Truppterritorium (Gradwohl & Greenberg 1980). Begleiter dieser Kernarten sind insbesondere Arten mit kleineren Territorien, die den Trupp nur in ihrem eigenen kleinen Revier begleiten, oder Arten mit wesentlich größeren Territorien und die bei Trupp-Auseinandersetzungen innerhalb ihres Gebietes von einem zum anderen gemischten Vogeltrupp überwechseln.

4. Vogeltrupps bilden sich auch regelmäßig um die Heerzüge der Wanderameisen (vorwiegend *Eciton burchelli* und *Labidus praedator).* Die Vögel folgen den Zügen, um Gliedertiere zu erbeuten, die durch die Ameisen vom Waldboden oder bodennahen Zonen aufgescheucht werden. Die Ameisen selbst werden nicht gefressen oder nur vereinzelt zufällig zusammen mit einem anderen Beutetier aufgenommen. E. O. Willis und Y. Oniki (Zusammenfassung 1978) sind solchen Vogeltrupps in neotropischen Regenwäldern monatelang gefolgt und haben das Verhalten der verschiedenen Vogelarten, ihre soziale Ordnung und die Brutbiologie untersucht. Die Regelmäßigkeit der Schwarmaktivität besonders von *Eciton burchelli,* eine von Mexiko bis nach Nord-Argentinien verbreitete Ameisenart, hat es etwa 45 Vogelarten ermöglicht, über 50% ihrer Nahrung an den Ameisenzügen zu erbeuten oder sogar fast ihren gesamten Nahrungsbedarf auf diese Weise zu decken (sog. „professionelle" Ameisenfolger unter den Waldvögeln): einige Bodenkuckucke *(Neomorphus)* und Baumrutscher *(Dendrocincla, Hylexetastes, Dendrocolaptes),* etwa 25 Arten Ameisenvögel (Formicariidae) verschiedener Genera und in gewissen Gebieten ein Tangar *(Eucometis penicillata).* Dazu kommen zahlreiche Vogelarten vieler Familien, die selten oder oft an den Zügen der Wanderameisen zu beobachten sind, aber nur einen geringen Teil ihres Nahrungsbedarfs auf diese Weise decken. Ferner gelegentlich Kröten und Eidechsen sowie vorwiegend die Weibchen einiger Schmetterlingsarten (Ithomiinae), die den Ameisenzügen regelmäßig folgen, um sich von den Exkrementen der Vögel zu ernähren (Ray & Andrews 1980).

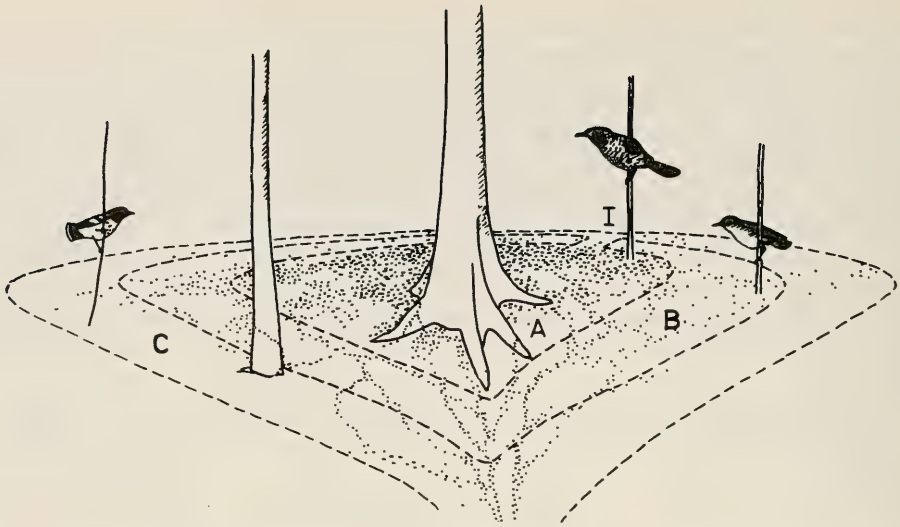


Abb. 10: Nahrungszonen von Ameisenvögeln (Formicariidae) über einem Heerzug von Wanderameisen im neotropischen Regenwald. Nischentrennung durch Dominanzverhalten innerhalb einer einzelnen Kategorie von Ameisenfolgern, hier der drei klammernden Arten des zentralen Panama. Ähnliches gilt auch für die Boden- und Kletterer-Kategorien unter Ameisenfolgern. Die für die Erbeutung aufgescheuchter Insekten günstigste Zone A über dem Zentrum und der Front des Ameisenzuges wird vom mittelgroßen *Phaenostictus mcleannani* besetzt, der eindringende Individuen des etwas kleineren *Gymnopithys bicolor* der ungünstigeren Zone B vertreibt; diese Art vertreibt eindringende Individuen des kleinen *Hylophylax naevioides* der sehr ungünstigen Zone C. Gelegentliche Infiltration rangtieferer Vögel in günstigere Nahrungszonen ist möglich durch schmale Korridore (I) hinter dominanten Vögeln. Nach WILLIS & ONIKI (1978).

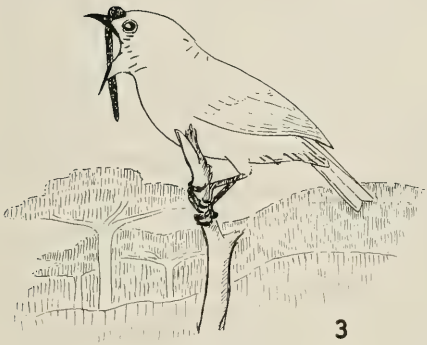
Bis über 30 Individuen verschiedener, regional wechselnder Vogelarten finden sich an einem großen Ameisenzug ein, u. zw. 12–13 Vogelarten in Oberamazonien (Maximum von 10 Arten an einem einzelnen Ameisenzug), 9 Arten in Zentralamazonien und 8 Arten in Unteramazonien. Dabei behaupten die Individuen oder das Individuum einer großen Art oder mehrerer Arten die nahrungsreiche innere A-Zone über einem Ameisenzug, einer mittelgroßen Art oder mehrerer Arten die umgebende B-Zone und einer kleinen Art oder mehrerer Vogelarten die äußere C-Zone (Abb. 10). Nach dem Sitzmodus werden bei Ameisenfolgern unterschieden Sitzer, Klammerer, Kletterer, Läufer und Hüpfer. Profes-

---

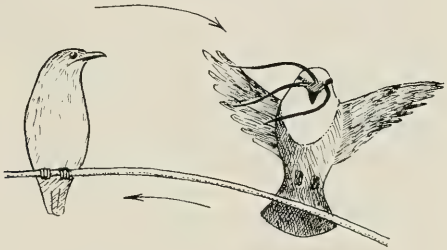
Abb. 11: Balz der Männchen einiger Schmuckvögel (Cotingidae, 1–5) und eines Schnurrvogels (Pipridae, 6). 1 – Kapuzinervogel *(Perissocephalus tricolor)* „muht"; der Körper des zimtbraunen und krähengroßen Vogels ist aufgerichtet, die Beine gestreckt, die orangen Unterschwanzdecken leuchten neben dem schwarzen Schwanz (nach D. SNOW 1976 b). 2 – Bärtiger Glockenvogel *(Procnias averano)*, Pärchen kurz vor der Kopula. Das Körpergefieder des gut drosselgroßen Vogels ist beim Männchen weiß, Flügel schwarz, Kopf braun; die schwarzen Hautlappen der Kehle bilden einen dichten „Bart" (nach D. SNOW 1976 b). 3 – Weißer Glockenvogel *(Procnias alba)* auf dem trockenen Ast eines Überhälters rufend; der lange zapfenförmige Hautlappen hängt über den Schnabel (nach einer Zeichnung von M. KLEINBAUM in DE SCHAUENSEE & PHELPS 1978). 4 – Hämmerling *(Procnias tricarunculata)*; das Männchen mit kastanienbraunem Körper, weißem Vorderteil und drei schwarzen weichen Hautzapfen an der Schnabelbasis wechselt den Platz mit dem Weibchen auf dem Balzast, indem es über dieses hinwegfliegt, während das Weibchen zum äußeren Teil des Astes hüpft (nach B. SNOW 1977). 5 – Felsenhahn *(Rupicola rupicola)*; das lebhaft orangefarbene, krähengroße Männchen aufgebaumt im Unterholz nach längerer Bodenbalz (nach GILLIARD 1962). 6 – Fadenpipra *(Pipra filicauda)*, etwa 11 cm lang. Das Männchen „krault" dem Partner mit dem fadenförmig verlängerten Schwanzfedern durch Aufrichten des Hinterkörpers und ruckartige Horizontalbewegungen Kinn und Kehle (nach SCHWARTZ & SNOW 1979).

1

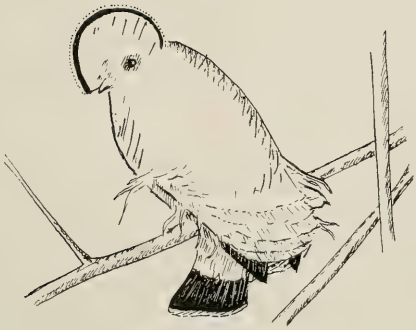
2



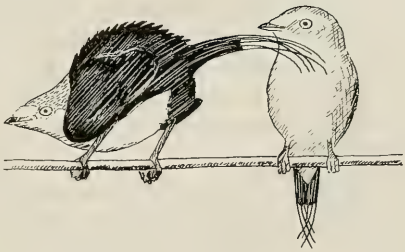
3



4



5



6

sionelle Ameisenfolger unter den Vögeln sind unterschiedlich territorial: a) sie verlassen ihr Territorium nicht (z. B. *Hylophylax naevioides)* und folgen Ameisenzügen nur innerhalb des eigenen Gebietes oder b) sie verlassen ihr Territorium (wo sie nisten, schlafen und über arteigene Individuen dominieren) zur Nahrungssuche über Ameisenzügen, die bis zu mehreren hundert Metern von ihrem eigenen Territorium schwärmen und sind dort den konspezifischen Eignern der jeweiligen Territorien untergeordnet.

Arena-Balz

Voraussetzungen für die Evolution von Arena-Systemen bei Vögeln (wobei Männchen entweder einzeln in Hörweite oder auf gemeinsamen Balzplätzen „werben") sind eine ausreichende, verläßliche Nahrungsquelle wie z. B. Früchte und Nektar, die es dem Weibchen ermöglichen, die Bebrütung der Eier und Aufzucht der Jungen allein durchzuführen und den emanzipierten Männchen erlaubt, den größten Teil des Tages (bis zu 90%) in ihrer Balzarena zu verbringen (Snow 1962b, 1963). Jedoch entsteht ein Arena-System unter dieser Voraussetzung auch nur bei kleiner Ei- und Jungenzahl (bedingt z. B. durch den Nesttyp) oder durch einen anderen Faktor, der die mögliche Hilfe des Männchens limitiert, denn zahlreiche vorwiegend fruchtfressende Arten der Tropen haben keine Arena-Systeme entwickelt wie z. B. die große Gruppe der Tangare (Thraupidae) mit starken Nestern (Willis 1979b).

Das Fehlen von Arenavögeln in Afrika ist wahrscheinlich dadurch bedingt, daß es wegen der relativen Armut der afrikanischen Flora (insbesondere an Lauraceae und Palmaceae) im Vergleich mit derjenigen Südamerikas und Australasiens in Afrika nur sehr wenige spezialisierte Fruchtfresser gibt (Snow 1980b).

Bei zahlreichen Arten der Kolibris (Trochilidae), Paradiesvögel (Paradisaeidae), Schmuckvögel (Cotingidae) und Schnurrvögel (Pipridae) waren die Voraussetzungen für die Evolution von Arena-Systemen gegeben. Unter Kolibris ist Arena-Verhalten besonders ausgeprägt entwickelt bei den *Phaethornis*-Arten (B. Snow 1973a, b; D. & B. Snow 1973; Stiles & Wolf 1979), deren Männchen und Weibchen im Gegensatz zu anderen Arenavögeln recht unauffällig gefärbt sind. Arena-Verhalten entsteht bei Kolibris entweder wenn diese – wie im Falle der *Phaethornis*-Arten – erreichbare Blüten im Gebiet dominierender Kolibri-Arten kontrollieren oder wenn ausreichende Nektarquellen im Habitat fehlen. Das andere Extrem ist ein Sozialsystem, unter dem jedes Männchen sein eigenes großes Territorium mit reichen Nektarblüten als Nahrungsquelle besitzt.

Unter den Schmuckvögeln (Cotingidae), die Arena-Verhalten zeigen (Skutch 1969, B. Snow 1970, 1972, 1973c, 1977, D. Snow 1982; siehe Abb. 11), beobachten wir eine zunehmend komplexe Differenzierung von nur akustischer Markierung durch die Männchen ohne auffällige Gefiederdifferenzierung im Vergleich zu den Weibchen *(Lipaugus, Perissocephalus)* über das Stadium einer Kombination von auffälligen Gefiedermerkmalen mit lauten Rufen *(Procnias, Cephalopterus)* bis zu dem besonders auffälligen Sexualdimorphismus der Arten von *Rupicola, Xipholena, Carpodectes* und *Cotinga,* deren Männchen nur durch auffälliges Gefieder auf sich aufmerksam machen und (fast) schweigsam sind. Es bleibt offen, ob diese Reihe historisch zu interpretieren ist, d. h. ob die Arena-Organisation bei *Lipaugus* noch relativ jung ist (sich erst kürzlich entwickelt hat) gegenüber der Arenabalz bei den zuletzt genannten Gruppen (B. Snow 1972) oder zumindest die Stationen widerspiegelt, die die Entwicklung komplizierten Arena-Verhaltens bei Schmuckvögeln durchlaufen hat.

Kein Schnurrvogel (Pipridae) führt eine Dauerehe. Auch bei dieser Familie gibt es Arten, deren Männchen einzeln verteilt in Hörweite voneinander ihren Platz akustisch markieren *(Neopelma, Tyranneutes)* und solche, bei denen mehrere Männchen Balzplätze nahe beieinander besetzen *(Manacus, Pipra).* Die Männchen der *Chiroxiphia*-Arten vollführen komplizierte Gemeinschaftstänze unter der „Leitung" eines dominierenden alten Tieres. Erste vergleichende Übersichten der Balz der Schnurrvögel brachten Sick (1959b, 1967) und Snow (1963). Neuere Untersuchungen über einzelne Schnurrvogel-Arten behandeln die Balz von *Machaeropterus deliciosus* (früher in der monotypischen Gattung *Allocotopterus* abgetrennt) in West-Kolumbien, deren Männchen mit aufgestellten Flügeln und den

merkwürdig vergrößerten und versteiften Schäften der Armschwingen einen insektenähnlichen Schwirrton erzeugen (Willis 1966b). Mit umfangreichen quantitativen Untersuchungen über die Balz von *Pipra erythrocephala* und *Manacus manacus* haben Snow (1962a, b) und Lill (1974, 1975, 1976) das Verständnis der Biologie dieser Arten gefördert. Das Arena-Verhalten von *Pipra cornuta,* einer im Bergland von Süd-Venezuela verbreiteten Art, ähnelt derjenigen von *Pipra erythrocephala, rubrocapilla* und *mentalis* (Snow 1977a). Während der Balz von *Pipra filicauda* „krault" das Männchen dem ruhig dasitzenden Weibchen mit dem nur bei dieser Art filamentartig verlängerten Schwanzfedern unter ruckartigen horizontalen Schwenkbewegungen die Kehle oder das Kinn (Schwartz & Snow 1979; siehe Abb. 11)! Die Balz der vier *Chiroxiphia*-Arten besteht aus sehr ähnlichen Gemeinschaftstänzen und unterscheidet sich hauptsächlich durch die einleitenden Duettrufe der beteiligten Männchen (Snow 1977b, Foster 1977, 1981).

Co-Evolution von Vögeln mit anderen Organismen

Enge Evolutionsbeziehungen bestehen zwischen fruchtfressenden Vögeln und den Früchten, die sie verzehren, sowie zwischen nektarsuchenden Vögeln und den Blüten, die sie besuchen (Snow 1980b). Bäume der Familien Lauraceae, Palmae und Burseraceae bieten so spezialisierten Fruchtfressern wie Kotingas und Tukanen sehr nährstoffreiche Früchte an, deren Kerne von den Vögeln als „Gegenleistung" verbreitet werden. Für generelle Fruchtfresser bieten die Arten verschiedener Pflanzenfamilien, insbesondere Melastomataceae und Rubiaceae, kleine sukkulente Früchte an, die aber hauptsächlich Zucker und wenig Fett und Protein enthalten. Die Periode der Fruchtreife verschiedener Pflanzenarten in einer Verwandtschaftsgruppe ist häufig mit nur geringer Überlappung über das Jahr verteilt und mag ein Ausdruck der Konkurrenz um die Dienstleistung der Vögel (Ausbreitungstätigkeit) sein.

Die Beziehungen zwischen Kolibris und den Blüten, die sie besuchen, werden gegenwärtig intensiv untersucht (Snow & Snow 1980, B. Snow 1981). Dabei ergab sich eine grundsätzliche Unterscheidung zwischen territorialen und nicht-territorialen Kolibriarten. Die letzteren sind entweder groß und haben lange bzw. gekrümmte Schäbel, die parallel zu den tiefen, nektarreichen Blüten gewisser Pflanzenarten entstanden sind (high-reward trapliners), oder die Kolibri-Arten sind klein mit kürzerem Schnabel und besuchen verstreut auftretende, wenig spezialisierte Blüten (low-reward trapliners). Territoriale Kolibris kontrollieren gehäuft auftretende Blüten als verläßliche Nahrungsquelle. Eine vierte Kategorie sind „Territorium-Parasiten" – entweder große Kolibris mit mittellangen Schnäbeln, die ohne „Rücksicht" auf kleinere Territorium-Inhaber die von diesen kontrollierten Blüten befliegen, oder sehr kleine, kurzschnäbelige Arten, die in wenig genutzten Teilen der Territorien anderer Arten „unbemerkt" oder „geduldet" ihre Nahrung suchen. In den Anden sind als Kolibriblüten besonders wichtig diejenigen von 3 Pflanzenfamilien (Rubiaceae, Ericaceae, Bromeliaceae).

In den Tropen bestehen ebenfalls coadaptive Beziehungen zwischen Vögeln und stechenden oder beißenden Hymenopteren in der Art, daß einige Vögel ihre Nester in unmittelbarer Nähe von denen sozialer Wespen oder Bienen anbringen. Im tropischen Amerika tun dies ziemlich regelmäßig einige Stärlinge (Icteridae) und Tyrannen-Fliegenschnäpper (Tyrannidae; einschließlich *Pachyramphus polychopterus,* der früher zu den Cotingidae gestellt wurde); siehe Haverschmidt (1957) und Smith (1980). Obwohl die Vögel die Wespen aufsuchen und nicht umgekehrt, entstehen durch ihre Beziehungen für beide Partner Vorteile: Die Vögel erfahren Schutz gegen verschiedene Nesträuber und parasitäre Fliegen, die Vogelnestlinge angreifen; die Wespen andererseits werden geschützt gegen Vögel und Säuger, die sich darauf spezialisiert haben, Bienen- und Wespenlarven zu fressen. Optische und olfaktorische Anpassungen erleichtern die Gewöhnung der Insekten an ihre Vogelnachbarn: alle Vogelarten, die regelmäßig mit Hymenopteren zusammenleben, haben einen eigentümlich muffigen Geruch, der ihren nahen Verwandten, die nicht die Nähe von Wespen oder Bienen suchen, fehlt.

Einige Wespen (Gattung *Prion)* bauen ihre Nestzellen ziemlich regelmäßig *in* die benutzten Nester gewisser Vögel, was Oniki (1970) für 8 von 13 Nester des Kolibris *Phaethornis ruber* erstmalig beschrieb. Die recht ähnlichen Nester anderer Kolibris mit ähnlicher Brutzeit in demselben Untersuchungsgebiet nahe der Amazonasmündung enthielten keine Wespenzellen.

Jahreszyklen

Die Datenbasis zu diesem Thema ist sehr begrenzt und gesicherte allgemeine Aussagen für neotropische Vögel sind noch nicht möglich. Zwei Blüteperioden während der Trockenzeit (März–April) und zu Beginn der Regenzeit (Juni–August) bestimmen im Regenwald des karibischen Tieflandes von Costa Rica den Jahreszyklus der Kolibris, die während der ersten Blütezeit brüten und während der zweiten mausern (Stiles 1980). Gegen Ende des Jahres (November–Januar) nehmen die Zahl der Blüten im Gebiet und das Gewicht und die Fettreserven der Kolibris rasch ab und einige Arten verlassen auf der Suche nach einer ausreichenden Nahrungsbasis das nähere Nistgebiet. Kleine Fliegen und Spinnen, von denen die Kolibris als zweiter Nahrungsquelle ebenfalls abhängen, durchlaufen in diesen Gebieten einen ähnlichen Häufigkeitszyklus wie die Blüten. Unter dem etwas trockneren Klima von Nord-Trinidad brüten Kolibris von November bis Juli und mausern von Juli bis November (Snow & Snow 1964), so daß keine Aktivitätspause wie in Costa Rica eintritt. Im karibischen Costa Rica ist eine Trennung von Brut und nachfolgender Mauser typisch für die meisten Arten außer *Phaethornis superciliosus* und wahrscheinlich *P. longuemareus,* bei denen Mauserperiode und Brutzeit der Einzelindividuen unterschiedlich überlappen.

In Trinidad stellen die Monate April–Juni für Vögel den Höhepunkt der Brutsaison dar, während die Mauserperiode vorwiegend die Monate Juli–Oktober umfaßt, jedoch brüten und mausern einige Arten das ganze Jahr hindurch ohne bestimmten Jahreszyklus (was aber nicht für die einzelnen Individuen dieser Arten zu gelten braucht).

In einer regionalen Übersicht untersuchte Snow (1976 a) die Jahreszyklen der Schmuckvögel (Cotingidae) in der gesamten Neotropischen Region in ihren Beziehungen zum Klima und stellte fest, daß Mauser und Brut jeweils zur nahrungsreichsten Zeit stattfinden. Während jedoch die Mauser eine ziemlich feste Dauer hat, variiert die Länge der Brutzeit bei verschiedenen Arten erheblich. Beim Morgenammer *(Zonotrichia capensis)* wurden in Äquatornähe (Kolumbien) bimodale jährliche Brutzyklen und solche mit Haupt- und Nebenzyklus (Küste von Peru) festgestellt, denen jeweils ein Mauserzyklus folgt (King 1976). Die zeitliche Koordination der Individuen einer Population ist beim Beginn der postnuptialen Vollmauser größer als beim Beginn der Brutphase, was auf eine gewisse Unabhängigkeit beider Zyklen voneinander hindeutet. Eine circannuale Mauserperiodik mag die Individuen lokaler Populationen auch bei anderen Arten neotropischer Vögel koordinieren (in „Gleichschritt" bringen), nachdem die Phasengleichheit während der vorhergegangenen, recht langen Brutzeit mehr oder weniger verloren gegangen ist (King 1976, Snow & Snow 1964). Die Umweltkontrolle der Mauser und nicht der Brutzeit mag für die Korrelation des gesamten Jahreszyklus tropischer Vögel mit den Jahreszeiten wichtig sein. Einzelheiten über eine solche Regulation der Mauser sind bisher jedoch nicht bekannt, da Untersuchungen der Organisation von Jahreszyklen in weiten Teilen der tropischen Tiefländer, insbesondere in Amazonien, fehlen.

Experimentelle Untersuchungen an mehreren neotropischen Tangaren und Finken im Vergleich zu arktischen Finken haben keine Unterschiede ihrer circadianen Aktivitäts-Systeme aufgezeigt (Kienzle & Erkert 1980). Anscheinend sind demnach zumindest bei lichtaktiven Vögeln im Laufe der Evolution keine besonderen Anpassungen des circadianen Aktivitäts-Systems an die spezifischen Zeitgeberbedingungen im Verbreitungsgebiet erfolgt.

Wanderungen

Im Gegensatz zur Situation in Afrika ist über den Vogelzug in Südamerika bisher wenig bekannt. Die zusammenfassende Darstellung von Sick (1968 a, siehe auch H.-W. Koepcke, 1963) vermittelt eine erste Übersicht. Periodische Vertikalwanderungen in den Gebirgen der Anden und von Südost-Brasilien sind von mehreren Arten bekannt, ebenso von Arten des südlichen Südamerika, die im Winter den Anden nordwärts folgen. Der Zug von Vögeln Patagoniens, die dem südlichen Winter nordwärts ausweichen, erlischt schon zumeist in den subtropischen Breiten von Nord-Argentinien und Süd-Brasili-

en. Einige brasilianische Tyrannen-Fliegenschnäpper (z. B. *Muscivora tyrannus, Pyrocephalus rubinus),* Schwalben *(Phaeoprogne tapera, Notiochelidon cyanoleuca, Progne chalybea)* und Finken *(Sporophila lineola,* siehe SCHWARTZ 1975) verlassen jedoch ihre Brutgebiete in Brasilien nach der Brutzeit und ziehen über Amazonien hinweg ins nördliche Südamerika, wo sie mit konspezifischen Standvogel-Populationen temporär sympatrisch leben. In einigen Trockengebieten entlang der Westküste Südamerikas (Ekuador, Peru) verlassen mehrere Arten die Umgebung des Brutgebietes zur Trockenzeit, in das sie mit den ersten Regenfällen wieder zurückkehren. Hochwasserbedingte, jahresperiodische Wanderungen von Enten, Störchen, Reihern, Seeschwalben, Limikolen und Tauchern gibt es im Amazonas- und Orinoko-Gebiet sowie im Pantanal des Mato Grosso und wahrscheinlich in anderen Gebieten des tropischen Südamerika. In den Einzelheiten bisher ungeklärt sind die invasionsartigen Wanderungen der Ohrflecktaube *(Zenaida auriculata)* in Nordost-Brasilien.

In den letzten Jahren wurde in zahlreichen Gebieten begonnen, Daten über nordamerikanische Zugvögel in Mittel- und Südamerika gezielt zu sammeln, insbesondere im Hinblick auf die komplexen Beziehungen der nördlichen Zugvögel mit den tropischen Arten im Überwinterungsgebiet (KEAST & MORTON 1980; siehe auch KÖSTER 1982). Die meisten nordamerikanischen Zugvögel überwintern im schmalen Isthmus von Mittelamerika und auf Kuba, Hispaniola und den Bahamas. Nur ein verhältnismäßig kleiner Teil zieht weiter nach Südamerika, wo Zugvögel z. B. im westlichen Amazonien nur 5–7% aller Arten (Brut- und Zugvögel) ausmachen. Nordamerikanische Zugvögel sind integraler Bestandteil verschiedener tropischer Vogelgemeinschaften, wo viele Arten mehr Zeit des Jahres verbringen als in ihrer nordischen Brutheimat und überreiche bzw. sporadische Resourcen ausbeuten (KARR 1976). Viele Zugvögel mögen nicht als Besucher, sondern richtiger als tropische Arten anzusehen sein, die jährlich ihre tropische Heimat verlassen, um in den Gemäßigten Breiten zu brüten. Zugvögel im Überwinterungsgebiet sind nicht auf mittlere Bergregionen und die Vegetation gestörter Habitate beschränkt (wie früher vielfach angenommen wurde), wo sie jedoch häufig sind. Verschiedenartige Waldhabitate beherbergen wahrscheinlich mehr Zugvögel als andere Habitate. Manche Arten wählen im tropischen Amerika ähnliche Habitate und Methoden der Nahrungssuche wie im Brutgebiet, andere Arten besetzen unterschiedliche Habitate und wenden in beiden Gebieten unterschiedliche Methoden der Nahrungssuche an. Durch den jährlichen Zuzug nordischer Überwinterer werden die neotropischen Vogelgemeinschaften noch komplexer und müssen in Zukunft auch in dieser Hinsicht im Detail untersucht werden. Dabei ist in vielen Fällen zu befürchten, daß im Zusammenhang mit der regionalen Umweltverwüstung in Mittel- und Südamerika nicht nur tropischen Arten der Lebensraum, sondern Zugvögeln das Überwinterungshabitat zunehmend genommen wird.

Schlußwort und Hinweise auf offene Fragenkomplexe

Diese Zusammenfassung einiger Ergebnisse moderner ornithologischer Forschung im tropischen Amerika hat gezeigt, daß auf traditionellen Gebieten wie Systematik und Ornithogeographie intensiv gearbeitet wird und daß durch detaillierte ökologische und ethologische Untersuchungen im Gelände neue Fragestellungen in den Vordergrund treten. Ornithologen tragen mit Daten aus Südamerika auch zu den Diskussionen bei, die gegenwärtig über verschiedene Problemkreise von allgemein biologischer Bedeutung geführt werden: z. B. über Aspekte der Vikarianz- und Dispersions-Biogeographie; Probleme der Artentstehung in den Tropen; die Trennung von ökologischen und historischen (geologischen) Faktoren des tropischen Artenreichtums; über die Gesetzmäßigkeiten des Umfangs und der Zusammensetzung von Tiergemeinschaften unterschiedlicher tropischer Habitate; über soziobiologische Verhaltensweisen sowie über die Populationsdynamik von tropischen Tierarten.

Einige offene ornithologische Fragenkomplexe seien abschließend hervorgehoben:

1. Die Erhaltung parapatrischer Kontaktzonen zwischen neotropischen Vogelarten, deren Areale in ökologisch mehr oder weniger einheitlichem Milieu einander zwar berühren, aber nicht oder kaum überlappen. Offene Fragen betreffen in diesen Fällen die Mechanismen, durch die die betreffenden

Vertreter voneinander getrennt werden, d. h. Einzelheiten des Konkurrenzverhaltens sowie der historischen oder ökologischen Faktoren, die die geographische Lage dieser Kontaktzonen bestimmen und ein Transgredieren der Areale verhindern. Im Falle regionaler Sympatrie wäre die Einhaltung interspezifischer Territorialität der Partner denkmöglich.

2. Die Häufigkeit von Superspezies in der Avifauna des tropischen Amerika bzw. das Verhältnis von biologischen (taxonomischen) zu zoogeographischen Arten in der Neotropischen Region. Die Erstellung ornithogeographischer Atlanten wäre in dieser Hinsicht besonders instruktiv.

3. Die Bedeutung zwischenartlicher Konkurrenz für die Entstehung von Verbreitungsmustern und für die Zusammensetzung lokaler Vogelgemeinschaften des tropischen Südamerika.

4. Die Höhe der jährlichen Mortalität von Nestern und Adulten bzw. die Rolle der Räuber in unberührten Tropenwäldern als Schlüsselfaktor für ein Verständnis der Populationsdynamik tropischer Vogelarten.

5. Faktoren, die den Jahreszyklus amazonischer Waldvögel (Individuen und ganzer Populationen) bestimmen.

6. Gesetzmäßigkeiten der Einpassung von nordischen Zugvögeln in die tropischen Vogelgemeinschaften, in denen sie vielfach längere Zeit des Jahres verbringen als in ihrer eigenen Brutheimat.

7. Die Fossilgeschichte tropisch-amerikanischer Vögel ist weitgehend unbekannt. Daten über pleistozäne Avifaunen nahe der pazifischen Küste von Ekuador und Peru hat Campbell (1976, 1979) bekannt gegeben. Es ist zu hoffen, daß zukünftig auch Fossilfundpunkte im amazonischen Tiefland angetroffen und bearbeitet werden.

Im Hinblick auf die rasche Vernichtung tropischer Wälder erscheint es fraglich, ob eine vollständige Erfassung der Faunen Südamerikas und eine Klärung der zahlreichen offenen Fragen möglich sein werden. Durch die Einrichtung von Nationalparks als Naturreservate mag ein Teil der großartigen tropischen Lebewelt erhalten bleiben; aber die Zeit ist nur noch kurz, um Erkenntnisse an solchen Faunen zu gewinnen, die intakt sind und relativ unberührte Tropenwälder bewohnen.

Literatur

Ab'Saber, A. N. 1982: The paleoclimate and paleoecology of Brazilian Amazonia. – In G. T. Prance (ed.) Biological Diversification in the Tropics, pp. 41 – 59. Columbia Univ. Press, New York.

Alderton, C. C. 1963: The breeding behavior of the Blue-black Grassquit. – Condor **65:** 154–162

Amadon, D. 1973: Birds of the Congo and Amazon forests: A comparison (p. 267–277). – In: Meggers, B. J. et al. (eds.): Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America. Smithsonian Institution Press, Washington.

Ames, P. L. 1971: The morphology of the syrinx in passerine birds. – Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. **37,** 194 p.

Ames, P. L., M. A. Heimerdinger & S. L. Warter 1968: The anatomy and systematic position of the antpipits *Conopophaga* and *Corythopis.* – Postilla (Peabody Mus. Nat. Hist.) **114,** 32 p.

Beebe, W., G. I. Hartley & P. G. Howes 1917: Tropical Wildlife in British Guayana. – New York Zool. Soc., New York City.

Blake, E. R. 1977: Manual of Neotropical Birds, vol. **1,** Spheniscidae (Penguins) to Laridae (Gulls and Allies). Univ. of Chicago Press, Chicago and London.

Bock, W. J. & J. Farrand, Jr. 1980: The number of species and genera of Recent birds: A contribution to comparative systematics. – Amer. Mus. Novitates **2703,** 29 p.

Borrero, J. I. 1972: Historia natural de la Garza del Ganado, *Bubulcus ibis,* en Colombia. – Cespedesia (Cali, Colombia) **1** (4): 387–479

— — 1975: Notas sobre el comportamiento reproductivo del colibri *Amazilia tzacatl.* – Ardeola **21:** 933–943

Boswall, J. & W. P. Freeman 1974: A discography of bird sound from the Neotropical Region. – Bull. Brit. Orn. Club **94:** 73–76

— — & R. Kettle 1980: Additions to a discography of bird sound from the Neotropical Region. – Bull. Brit. Orn. Club **100:** 235–239

BOURNE, G. R. 1975: The Red-billed Toucan in Guayana. – The Living Bird, 13th Annual (1974): 99–126
BROSSET, A. 1964: Les oiseaux de Pacaritambo (ouest de l'Ecuador). – L'Oiseau et R. F. O. **34:** 1–24, 112–135
BROWN, J. L. 1978: Avian communal breeding systems. – Ann. Rev. Ecol. Syst. **9:** 123–155
BROWN, J. L., E. R. BROWN, S. D. BROWN & D. D. DOW 1982: Helpers: effects of experimental removal on reproductive success. – Science **215:** 421–422
BURTON, P. J. K. 1977: Feeding behavior in the Paradise Jacamar and the Swallow-Wing. – The Living Bird, 15th Annual (1976): 223–238
BUSKIRK, W. H. 1976: Social systems in a tropical forest avifauna. – American Naturalist **110:** 293–305
BUSKIRK, W. H., G. V. N. POWELL, J. F. WITTENBERGER, R. E. BUSKIRK & T. U. POWELL 1972: Interspecific bird flocks in tropical highland Panama. – Auk **89:** 612–624
BUTLER, T. Y. 1979: The Birds of Ecuador and the Galapagos Archipelago. A Checklist. – Lincoln Press, Inc., Sanford, Maine.
CAMPBELL, K. E., Jr. 1976: The late Pleistocene avifauna of La Carolina, southwestern Ecuador. – Smiths. Contr. Paleobiol. **27:** 155–168
— — 1979: The non-passerine Pleistocene avifauna of the Talara tar seeps, northwestern Peru. – Life Sci. Cont., Royal Ontario Mus., **118,** 203 p.
CARPENTER, F. L. 1976: Ecology and evolution of an Andean hummingbird *(Oreotrochilus estella).* – Univ. Calif. Publ. Zool. **106,** 74 p.
CHAPMAN, F. M. 1917: The distribution of bird-life in Colombia: a contribution to a biological survey of South America. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **36,** 729 p.
— — 1926: The distribution of bird-life in Ecuador, a contribution to the study of the origin of Andean bird life. Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **55,** 784 p.
— — 1929: My Tropical Air Castle. Appleton & Co., New York.
— — 1938: Life in an Air Castle. Appleton & Co., New York.
COFFEY, B. B., Jr. & L. C. COFFEY 1981. Bird songs and calls from southeast Peru; (cassette). Memphis, Tennessee.
COLLINS, C. T. 1968: The comparative biology of two species of swifts in Trinidad, West Indies. – Bull. Florida State Mus. Biol. Sci. **2** (5): 257–320
COOK, R. E. 1974: Origin of the highland avifauna of southern Venezuela. – Syst. Zool. **23:** 257–264
COOPE, G. R. 1979: Late Cenozoic fossil Coleoptera: evolution, biogeography, and ecology. – Ann. Rev. Ecol. Syst. **10:** 247–267
CRACRAFT, J. 1973: Continental drift, paleoclimatology, and the evolution and biogeography of birds. – J. Zool. **169:** 455–545
CROIZAT, L. 1958: Panbiogeography. Vol. **1,** The New World. Published by the author. Caracas, Venezuela.
— — 1976: Biogeografia analítica y sintética («Panbiogeografía») de las Américas. – Biblioteca de la Academia de Ciencias Físicas, Matemáticas y Naturales, vols. **15–16.** Caracas, Venezuela.
CUELLO, J. & E. GERZENSTEIN 1962: Las Aves del Uruguay. Lista sistemática, distribución y notas. – Comun. Zool. Mus. Hist. Nat. Montevideo, **6** (93), 191 p.
DAVIS, J. 1971: Breeding and molt schedules of the Rufous-collared Sparrow in coastal Perú. – Condor **73:** 127–146
DAVIS, L. I. 1972: A Field Guide to the Birds of Mexico and Central America. – Univ. Texas Press, Austin & London.
DELACOUR, J. & D. AMADON 1973: Currassows and Related Birds. – Amer. Mus. Nat. Hist., New York.
DE SCHAUENSEE, R. M. 1948–1952: The birds of the Republic of Colombia. Caldasia **5:** 251–1214
— — 1964: The Birds of Colombia. – Livingston Publ. Co., Narberth, Pennsylvania.
— — 1966: The Species of Birds of South America and Their Distribution. Livingston Publ. Co., Narberth, Pennsylvania.
— — 1970: A Guide to the Birds of South America. Livingston Publ. Co., Narberth, Pennsylvania.
— — & W. H. PHELPS, Jr. 1978: A Guide to the Birds of Venezuela. Princeton Univ. Press, Princeton.
DEVILLERS, P. 1977: Observations at a breeding colony of *Larus (belcheri) atlanticus.* Gerfaut **67:** 22–43
DIAMOND, J. M. 1981: Mixed-species foraging groups. – Nature **292:** 408–409
DONOHUE, P., T. PARKER & B. SORRIE (MS): Birds of the Tambopata Nature Reserve, Puerto Maldonado, Madre de Diós, Perú.
DORST, J. 1967: Considérations zoogéographiques et écologiques sur les oiseaux des hautes Andes, p. 471–504. – In: C. D. DEBOUTTEVILLE & E. RAPOPORT (eds.) Biologie de l'Amérique Austral, vol. **3,** Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.

DRURY, W. H., Jr. 1962: Breeding activities, especially nest building, of the Yellowtail *(Ostinops decumanus)* in Trinidad, West Indies. – Zoologica (New York) **47:** 39–58

DUNNING, J. S. 1970: Portraits of Tropical Birds. – Livingston Publ. Co., Wynnewood, Pennsylvania.

— — 1982: South American Land Birds: A Photographic Guide to Identification.

EDMUNDS, G. F., Jr. 1981: Discussion, p. 287–297. – In: NELSON, G. & D. E. ROSEN (eds.) Vicariance Biogeography. A Critique. – Columbia Univ. Press, New York.

EDWARDS, E. P. 1972: A Field Guide to the Birds of Mexico. – Sweet Briar, Virginia.

EISENMANN, E. 1955. The Species of Middle American Birds. – Trans. Linnaean Soc. New York **7:** 1–128

ELEY, J. W. 1979: Systematics and zoogeography of lowland guans *(Penelope)* in South-America. – MS thesis, Louisiana State University, Baton Rouge.

ENDLER, J. 1982: Pleistocene forest refuges: fact or fancy? – In G. T. PRANCE (ed.) Diversification in the Tropics, pp. 641–657. Columbia Univ. Press, New York.

EPPLE, A., G. H. ORIANS, D. S. FARNER & R. A. LEWIS 1972: The photoperiodic testicular response of a tropical finch, *Zonotrichia capensis costaricensis.* – Condor **74:** 1–4

FEDUCCIA, J. A. 1970: Natural history of the avian families Dendrocolaptidae (Woodhewers) and Furnariidae (Ovenbirds). – J. Graduate Res. Center (South. Meth. Univ., Dallas) **38:** 1–26

— — 1973: Evolutionary trends in the neotropical ovenbirds and woodhewers. – Orn. Monogr. **13,** 69 p.

— — 1975: Morphology of the bony stapes (columella) in the Passeriformes and related groups: evolutionary implications. – Univ. Kansas, Publ. Mus. Nat. Hist. (Lawrence, Kansas) 63, 34 p.

— — 1980: The Age of Birds. – Harvard Univ. Press, Cambridge, Massachusetts.

FFRENCH, R. 1976: A Guide to the Birds of Trinidad and Tobago. – Valley Forge, Pennsylvania. Harrowood Books.

FITZPATRICK, J. W. 1973: Speciation in the genus *Ochthoeca* (Aves: Tyrannidae). – Breviora **402,** 13 p.

— — 1976: Systematics and biogeography of the tyrannid genus *Todirostrum* and related genera (Aves). – Bull. Mus. Comp. Zool. **147:** 435–463

— — 1980 a: Foraging behavior of neotropical tyrant flycatchers. – Condor **82:** 43–57

— — 1980 b: Some aspects of speciation in South American flycatchers. – Acta **17** Congr. Intern. Ornith. (Berlin, 1978): 1273–1279

FJELDSÅ, J. 1981 a: Comparative ecology of Peruvian grebes. A study in mechanisms for evolution of ecological isolation. – Vid. Meddr. Dansk. Nat. Hist. Foren. **143**

— — 1981 b: Biological notes on the Giant Coot *Fulica gigantea.* – Ibis **123:** 423–437

— — 1981 c: Biology and systematic relations of the Andean coot *'Fulica americana ardesiaca'.* – Steenstrupia **7**

— — 1981 d: *Podiceps taczanowskii* (Aves, Podicipedidae), the endemic grebe of Lake Junín, Perú. A review. – Steenstrupia **7** (11): 237–259

FORSHAW, J. M. 1973: Parrots of the World. – Melbourne.

FOSTER, M. S. 1976: Nesting biology of the Long-tailed Manakin. – Wilson Bull. **88:** 400–420

— — 1977: Odd couples in manakins: a study of social organization and cooperative breeding in *Chiroxiphia linearis.* – Amer. Naturalist **111:** 845–853

— — 1978: Total frugivory in tropical passerines: a reappraisal. – Tropical Ecology **19:** 131–154

— — 1981: Cooperative behavior and social organisation of the Swallow-tailed Manakin *(Chiroxiphia caudata).* – Behavioral Ecology and Sociobiology **9:** 167–177

FOWLER, J. M. & J. B. COPE 1964: Notes on the Harpy Eagle in British Guayana. – Auk **81:** 257–273

FRAGA, R. M. 1979: Helpers at the nest in passerines from Buenos Aires, Argentina. – Auk **96:** 606–608

— — 1980: The breeding of Rufous Horneros *(Furnarius rufus).* – Condor **82:** 58–68

FRISCH, J. D. 1981: Aves Brasileiras – Birds of Brazil. – Mondadora, Verona.

FRY, C. H. 1970: Convergence between jacamars and bee-eaters. – Ibis **112:** 257–259

— — 1978: The evolutionary significance of co-operative breeding in birds. – In: Stonehouse, B. & C. PERRINS (eds.) Evolutionary Biology, p. 127–136. Macmillan Press, London.

FUTUYAMA, D. J. & G. C. MAYER 1980: Non-allopatric speciation in animals. – Syst. Zool. **29:** 254–271

GILL, F. B., F. J. STOKES & C. C. STOKES 1974: Observations on the Horned Screamer. – Wilson Bull. **86:** 43–50

GILLIARD, E. T. 1962: On the breeding behavior of the Cock-of-the-Rock (Aves, *Rupicola rupicola).* – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **124:** 31–68

GORE, M. E. J. & A. R. M. GEPP 1978: Las Aves del Uruguay. – Mosca Hnos, Montevideo.

GRADWOHL, J. & R. Greenberg 1980: The formation of antwren flocks on Barro Colorado Island, Panamá. – Auk **97:** 385–395

GRAVES, G. R. 1982: Speciation in the Carbonated Flower-Piercer *(Diglossa carbonaria)* complex of the Andes. – Condor **84:** 1–14
GREENBERG, R. 1982: Dissimilar bill shapes in New World versus Temperate Forest foliage-gleaning birds. – Oecologia (Berlin) **49:** 143–147
GROSS, A. O. 1958: Life history of the Bananaquit of Tobago Island. – Wilson Bull. **70:** 257–279
GULLEDGE, J. L. 1979: The library of natural sounds at the Laboratory of Ornithology, Cornell University. – Recorded Sound **74–75:** 38–41
HAEMIG, P. D. 1978: Aztec emperor Auitzotl and the Great-tailed Grackle. – Biotropica **10:** 11–17
— — 1979: Secret of the Painted Jay. – Biotropica **11:** 81–87
HAFFER, J. 1967: Speciation in Colombian forest birds west of the Andes. – Amer. Mus. Novitates **2294,** 57 p.
— — 1969: Speciation in Amazonian forest birds. – Science **165:** 131–137
— — 1970 a: Art-Entstehung bei einigen Waldvögeln Amazoniens. – J. Orn. **111:** 285–331
— — 1970 b: Entstehung und Ausbreitung Nord-Andiner Bergvögel. – Zool. Jahrbuch (Ökol. Syst.) **97:** 301–337
— — 1974: Avian speciation in tropical South America with a systematic survey of the toucans (Ramphastidae) and jacamars (Galbulidae). – Publ. Nuttall Orn. Club **14,** 390 p.
— — 1975: Avifauna of northwestern Colombia, South America. – Bonner Zool. Monogr. **7,** 182 p.
— — 1978: Distribution of Amazon forest birds. – Bonner Zool. Beiträge **29:** 38–78
— — 1979: Quaternary biogeography of tropical lowland South America, p. 107–140. – In: W. E. DUELLMAN (ed.) The South American herpetofauna: its origin, evolution, and dispersal. Monogr. 7, Mus. Nat. Hist., Univ. of Kansas, Lawrence.
— — 1983 a: Quaternary history of tropical America. – In: T. C. WHITMORE (ed.) Biogeography and Quaternary History in Tropical America. Clarendon Press, Oxford
— — 1983 b: Biogeography of neotropical birds. – In: T. C. WHITMORE (ed.) Biogeography and Quaternary History in Tropical America. Clarendon Press, Oxford.
— — & J. W. FITZPATRICK (MS): Geographical variation in some Amazon birds.
HALL, B. P. & R. M. MOREAU 1970: An Atlas of Speciation in African Passerine Birds. – Brit. Museum (Nat. Hist.), London.
HAMMEN, T. VAN DER 1974: The Pleistocene changes of vegetation and climate in tropical South America. – J. Biogeogr. **1:** 3–26
HANDFORD, P. 1980: Aspects of the annual cycle in highland populations of the Rufous-collared Sparrow, *Zonotrichia capensis.* – Auk **97:** 400–403
HANDTKE, K. & G. MAUERSBERGER 1977: Die Ausbreitung des Kuhreihers, *Bubulcus ibis* (L.). – Mitt. Zool. Mus. Berlin 53, Suppl., Ann. Orn. **1:** 1–78
HARDY, J. W. 1969 a: A taxonomic revision of the New World jays. – Condor **71:** 360–375
— — 1969 b: Habits and habitats of certain South American jays. – Contr. in Science (Los Angeles County Mus.) **165,** 16 p.
HARRINGTON, H. J. 1962: Paleogeographic development of South America. – Bull. Amer. Assoc. Petrol. Geol. **46:** 1773–1814
HAVERSCHMIDT, F. 1953: Notes on the life-history of the Black-crested Antshrike in Surinam. – Wilson Bull. **65:** 242–251
— — 1955: List of the Birds of Surinam. – Publ. Foundation for Scientific Research in Surinam and the Netherlands Antilles, no. **13,** 153 p., Utrecht.
— — 1957: Nachbarschaft von Vogelnestern und Wespennestern in Surinam. – J. Orn. **98:** 389–396
— — 1961: Der Kuckuck *Tapera naevia* und seine Wirte in Surinam. – J. Orn. **102:** 353–359
— — 1968: Birds of Surinam. – Oliver & Boyd, Edinburgh & London.
— — 1971: Notes on the Life history of the Rusty-margined Flycatcher in Surinam. – Wilson Bull. **83:** 124–128
— — 1974: Notes on the life history of the Yellow-breasted Flycatcher in Surinam. – Wilson Bull. **86:** 215–220
HEIMERDINGER, M. A. & P. L. AMES 1967: Variation in the sternal notches of suboscine passeriform birds. – Postilla (Peabody Mus. Nat. Hist., Yale Univ.), no. **105,** 44 p.
HELLMAYR, C. E. 1906: Revision der Spix'schen Typen brasilianischer Vögel. – Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., Math.-Physik. Kl. **22:** 563–726
HERMANN, H. & W. MEISE 1965: Untersuchungen zur Brutbiologie des Töpfervogels, *Furnarius rufus* (Gmelin), auf einer argentinischen Hacienda. – Abhandl. Naturwiss. Ver. Hamburg N. F. **10:** 145
HOWELL, T. R. 1957: Birds of a second-growth rain forest area of Nicaragua. – Condor **59:** 73–111
— — 1969: Avian distribution in Central America. – Auk **86:** 293–326

JOHNSON, A. W. 1965, 1967, 1972: The Birds of Chile and adjacent Regions of Argentina, Bolivia and Peru, vol. **1** & **2**, Supplement. Platt Establ. Gráficos S. A., Buenos Aires.

KARR, J. R. 1971: Structure of avian communities in selected Panama and Illionois habitats. – Ecol. Monogr. **41:** 207–233

— — 1976: On the relative abundance of migrants from the north Temperate Zone in tropical habitats. – Wilson Bull. **88:** 433–458

— — 1980: Geographical variation in the avifaunas of tropical forest undergrowth. – Auk **97:** 283–298

KARR, J. R. & F. C. JAMES 1975: Eco-morphological confogurations and convergent evolution in species and communities, p. 258–291. In: M. L. CODY & J. M. DIAMOND (ed.) Ecology and Evolution of Communities. – Harvard Univ. Press. Cambridge, Massachusetts.

KEAST, A. 1972 a: Ecological opportunities and dominant families, as illustrated by the neotropical Tyrannidae (Aves). – Evol. Biol. **5:** 229–277

— — 1972 b: Faunal elements and evolutionary patterns: some comparisons between the continental avifaunas of Africa, South America, and Australia. – Proc. 15th Int. Ornith. Congr. (The Hague **1970**): 594–622

— — & E. S. MORTON (eds.) 1980: Migrant Birds in the Neotropics: Ecology, Behavior, Distribution, and Conservation. – Smiths. Inst. Press, Washington.

KIENZLE, W. & H. G. ERKERT 1980: Die circadiane Aktivitätsperiodik neotropischer Vögel im Vergleich zu der arktischer Arten. – Ökol. Vögel **2:** 93–126

KING, J. R. 1972: Variation in the song of the Rufous-collared Sparrow *(Zonotrichia capensis)* in northwestern Argentina. – Z. Tierpsych. **30:** 344–373

— — 1976: The annual cycle and its control in subequatorial Rufous-collared Sparrows. – Proc. 16th Intern. Ornith. Congr. (Canberra **1974**): 310–321

KOEPCKE, H.-W. 1963: Probleme des Vogelzuges in Peru. – Proc. 13th Int. Ornith. Congr., p. 396–414

— — 1973: Die Lebensformen. Grundlagen zu einer universell gültigen Theorie. Band **1** und **2**. – Goecke & Evers, Krefeld.

KOEPCKE, M. 1954: Corte ecológico transversal en los Andes del Perú central con especial consideración de las aves. Parte I. – Mem. Mus. Hist. Nat. «Javier Prado», no. **3**, 119 p.

— — 1963 a: Anpassungen und geographische Isolation bei Vögeln der peruanischen Küstenlomas. – Proc. 13th Int. Ornith. Congr., p. 1195–1213

— — 1963 b: Zur Kenntnis einiger Finken des peruanischen Küstengebietes (mit Beschreibungen neuer Subspezies). – Beitr. Neotr. Fauna **3:** 2–19

— — 1965: Zur Kenntnis einiger Furnariiden (Aves) der Küste und des westlichen Andenabhanges Perus (mit Beschreibung neuer Subspezies). – Beitr. Neotr. Fauna **4:** 150–173

— — 1970: The Birds of the Department of Lima, Peru. – Livingston Publ. Co., Wynnewood, Pennsylvania. English edition of Las Aves del Departamento de Lima, **1964**, Lima.

— — 1972: Über die Resistenzformen der Vogelnester in einem begrenzten Gebiet des tropischen Regenwaldes in Peru. – J. Ornith. **113:** 138–160

— — & M. KOEPKE 1963–1971: Las aves silvestris de importancia económica del Perú. – Ministerio de Agricultura, Lima. (6 Lieferungen, unvollendet).

KÖSTER, F. 1971: Zum Nistverhalten des Ani, *Crotophaga ani.* – Bonn. Zool. Beitr. **22:** 4–27

— — 1976: Über die Höhenanpassung von *Crotophaga ani* und *Tyrannus melancholicus* in den Anden Kolumbiens. – J. Ornith. **117:** 75–99

— — 1982: Observations on migratory Turkey Vultures and Lesser Yellow-headed Vultures in northern Colombia. – Auk **99:** 372–375

LA BASTILLE, A., D. G. ALLEN & L. W. DURRELL 1972: Behavior and feather structure of the Quetzal. – Auk **89:** 339–348

LANCASTER, D. A. 1964 a: Biology of the Brushland Tinamou, *Nothoprocta cinerascens.* – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **127:** 269–314

— — 1964 b: Life history of the Boucard Tinamou in British Honduras. – Condor **66:** 165–181, 253–276

— — 1970: Breeding behavior of the Cattle Egret in Colombia. – Living Bird **9:** 167–194

LAND, H. C. 1970: Birds of Guatemala. – Wynnewood, Livingston Publ. Co., Pennsylvania.

LANGNER, S. 1973: Zur Biologie des Hochlandkolibris *Oreotrochilus estella* in den Anden Boliviens. – Bonn. Zool. Beitr. **24:** 24–47

LANYON, W. E. 1978: Revision of the *Myiarchus* flycatchers of South America. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **161:** 427–628

LEIN, M. R. 1972: A trophic comparison of avifaunas. – Syst. Zool. **21:** 135–150
LEHMANN, F. C. 1959: Nuevas observaciones sobre *Oroaëtus isidori* (Des Murs). – Novedades Colombianas **1** (4): 169–195
LILL, A. 1974: Social organization and space utilization in the lek-forming White-bearded Manakin, *M. manacus trinitatis* Hartert. – Z. Tierpsych. **36:** 513–530
— — 1975: Sexual behavior of the lek-forming White-bearded Manakin *(Manacus manacus trinitatis* Hartert). – Z. Tierpsych. **37:** 1–36
— — 1976: Lek behavior in the Golden-headed Manakin, *Pipra erythrocephala* in Trinidad (West-Indies). – Beiheft **18,** Z. Tierpsych.
LOVEJOY, T. E. 1975: Bird diversity and abundance in Amazon forest communities. – Living Bird **13:** 127–191
MACARTHUR, R. 1971: Patterns of terrestrial bird communities, p. 189–221. – In: FARNER, D. S., J. R. KING & K. C. PARKES Avian Biology, vol. 1, Academic Press, New York and London.
— — 1972: Geographical Ecology. Patterns in the Distribution of Species. – Harper & Row, Publ., New York.
MARCHANT, S. 1958: The birds of the Santa Elena Peninsula, S. W. Ecuador. – Ibis **100:** 349–387
— — 1959: The breeding season in S. W. Ecuador. – Ibis **101:** 137–152
— — 1960: The breeding of some S. W. Ecuadorian birds. – Ibis **102:** 349–382, 584–599
MAYR, E. 1963: Animal Species and Evolution. Harvard Univ. Press, Massachusetts.
— — 1964 a: Inferences concerning the Tertiary American bird faunas. – Proc. Nat. Acad. Sci. **51:** 280–288
— — 1964 b: Neotropical Region, p. 516–1518. *In:* A. L. THOMSON (ed.) New Dictionary of Birds. McGraw-Hill, New York.
— — 1969: Bird speciation in the tropics. – Biol. J. Linn. Soc. **1:** 1–17
— — 1971: New species of birds described from 1956 to 1965. – J. Ornith. **112:** 302–316
— — 1980: Problems of the classification of birds, a progress report. Erwin Stresemann memorial lecture. – Acta XVII Congr. Intern. Ornith. (Berlin, **1978**): 95–112
— — & W. H. PHELPS, Jr. 1967: The origin of the bird fauna of the south Venezuelan highlands. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **136:** 269–328
MEES, G. F. 1973: *Contopus albogularis* (Berlioz) (Aves, Tyrannidae). – Proc. Koninkl. Nederl. Akad. Wetenschappen, Ser. C, **76** (5): 465–475
MILLER, A. H. 1961: Molt cycles in equatorial Andean Sparrows. – Condor **63:** 143–161
— — 1963: Seasonal activity and ecology of the avifauna of an American equatorial cloud forest. – Univ. Calif. Publ. Zool. **66:** 1–78
— — & V. D. MILLER 1968: The behavioral ecology and breeding biology of the Andean Sparrow, *Zonotrichia capensis.* – Caldasia **10** (47): 83–154
MONROE, B. L., Jr. 1968: A distributional survey of the birds of Honduras. – Ornith. Monogr. **7,** 458 p.
MORTON, E. S. 1973: On the evolutionary advantages and disadvantages of fruit eating in tropical birds. – Amer. Nat. **107:** 8–22
MOYNIHAN, M. 1962 a: Display patterns of tropical American "nine-primaried" songbirds. I. *Chlorospingus.* – Auk **79:** 310–344
— — 1962 b: Display patterns of tropical American "nine-primaried" songbirds. II. Some species of *Ramphocelus.* – Auk **79:** 655–686
— — 1962 c: The organization and probable evolution of some mixed species flocks of neotropical birds. – Smiths. Misc. Coll. **143,** 140 p.
— — 1963 a: Display patterns of tropical American "nine-primaried" songbirds. III. The Green-backed Sparrow. – Auk **80:** 116–144
— — 1963 b: Inter-specific relations between some Andean birds. – Ibis **105:** 327–339
— — 1968: The "Coerebini": a group of marginal areas, habitats, and habits. – Amer. Nat. **102** (928): 573–581
— — 1979: Geographic variation in social behavior and in adaptations to competition among Andean birds. – Publ. Nuttall Ornith. Club. no. **18,** 162 pp.
— — 1981: The coincidence of mimicries and other misleading coincidences. Amer. Nat. **117:** 372–378
MÜLLER, P. 1973: Dispersal centers of terrestrial vertebrates in the Neotropical Realm. Biogeographica **2,** 244 p. Junk, The Hague.
MUNN, C. A. & J. W. TERBORGH 1980: Multi-species territoriality in neotropical foraging flocks. – Condor **81:** 338–347 ("1979")
MUNVES, J. 1975: Birds of a highland clearing in Cundinamarca, Colombia. – Auk **92:** 307–321

NELSON, G. J. & N. I. PLATNICK 1981: Cladistics and Vicariance: Patterns in Comparative Biology. Columbia Univ. Press, New York.
— — & D. E. ROSEN (eds.) 1981: Vicariance Biogeography: A critique. – Columbia University Press, New York.
NOTTEBOHM, F. & R. K. SELANDER 1972: Vocal dialects and gene frequencies in the Chingolo Sparrow *(Zonotrichia capensis).* – Condor **74:** 137–143
NOVAES, F. C. 1970: Distribução ecológica e abundancia das aves em um trecho da mata do baixo Rio Guamá (Estado do Pará). – Bol. Mus. E. Goeldi, Zool., no. **71,** 54 p.
— — 1973: Aves de uma vegetação secundaria na fôz do Amazonas. – Publ. Avulsas Museu Goeldi, no. **21.** 88 p.
ORLOG, C. C. 1959: Las Aves Argentinas. Una Guia de Campo. – Universidad Nacional de Tucumán.
— — 1968: Las Aves Sudamericanas. Una Guia de Campo. Tomo 1 (Pingüinos – Pájaros Carpinteros). – Universidad Nacional de Tucumán.
OLSON, S. 1981 a: Interaction between the two subspecies groups of the seed-finch *Sporophila angolensis* in the Magdalena Valley, Colombia. – Auk **98:** 379–381
— — 1981 b: A revision of the subspecies of *Sporophila ("Oryzoborus") angolensis* (Aves: Emberizinae). – Proc. Biol. Soc. Washington **94:** 43–51
— — 1981 c: The nature of the variability in the Variable Seedeater in Panama *(Sporophila americana:* Emberizinae). – Proc. Biol. Soc. Washington **94:** 380–390
O'NEILL, J. P. 1974: The Birds of Balta, a Peruvian Dry Tropical Forest Locality, with an Analysis of their Origins and Ecological Requirements. – Ph. D. thesis, Louisiana State University, Baton Rouge.
O'NEILL, J. & D. L. PEARSON 1974: Estudio preliminar de las aves de Yarinacocha, Departamento de Loreto, Perú. – Publ. Museo Hist. Nat. «Javier Prado», Zool., ser. **A,** no. 25, 13 p.
ONIKI, Y. 1970: Nesting behavior of Reddish Hermits *(Phaethornis ruber)* and occurrence of wasp cells in nests. – Auk **87:** 720–728
— — 1971: Parental care and nesting in the Rufous-throated Antbird, *Gymnopithys rufigula,* in Amapá, Brazil. – Wilson Bull. **83:** 347–351
— — 1972: Some temperatures of Panamanian birds. – Condor **74:** 209–215
— — 1974: Some temperatures of birds of Belém, Brazil. – Acta Amazonica **4:** 63–68
— — 1975: The behavior and ecology of Slaty Antshrike *(Thamnophilus punctatus)* on Barro Colorado Island, Panama Canal Zone. – Anais Acad. Brasil. Cienc. **47:** 477–514
— — 1979: Is nesting success of birds low in the tropics? Biotropica **11:** 60–69
— — R. E. RICKLEFS 1981: More growth rates of birds in the humid New World tropics. – Ibis **123:** 349–354
OREN, D. C. & N. J. H. SMITH 1981: Notes on the status of the Common African Waxbill in Amazonia. – Wilson Bull. **93:** 281–282
ORIANS, G. H. 1973: The Red-winged Blackbird in tropical marshes. – Condor **75:** 28–42
ORIANS, G. H., L. ERCKMANN & J. C. SCHULTZ 1977: Nesting and other habits of the Bolivian Blackbird *(Oreopsar bolivianus).* – Condor **79:** 250–256
ORTIZ-CRESPO, F. I. 1974: The Giant Hummingbird *Patagona gigas* in Ecuador. – Ibis **116:** 347–359
PARKER, T. A. III 1981: Distribution and biology of the White-cheeked Cotinga *Zaratornis stresemanni,* a high Andean frugivore. – Bull. Brit. Orn. Club **101:** 256–265
— — 1982: Observations of some unusual rainforest and marsh birds in southeastern Peru. – Wilson Bull. **94:** 477–493
— — III, S. A. PARKER & M. A. PLENGE 1978: A checklist of Peruvian birds. – Tucson, Arizona.
PAYNTER, R. A., Jr. 1972: Biology and evolution of the *Atlapetes schistaceus* species-group (Aves: Emberizinae). – Bull. Mus. Comp. Zool. **143:** 297–320
— — 1978: Biology and evolution of the avian genus *Atlapetes* (Emberizinae). – Bull. Mus. Comp. Zool. **148:** 323–369
— — 1982: Ornithological gazetteer of Venezuela. – Cambridge, Massachusetts.
— — & A. M. G. CAPERTON 1977: Ornithological gazetteer of Paraguay. – Cambridge, Massachusetts.
— — & M. A. TRAYLOR, Jr. 1977: Ornithological gazetteer of Ecuador. – Cambridge, Massachusetts.
— — & M. A. TRAYLOR 1981: Ornithological gazetteer of Colombia. – Cambridge, Massachusetts.
— — , M. A. TRAYLOR & B. WINTER 1975: Ornithological gazetteer of Bolivia. – Cambridge, Massachusetts.
PEARSON, A. K. & O. P. PEARSON 1955: Natural history and breeding behavior of the tinamou, *Nothoprocta ornata.* – Auk **72:** 113–137
PEARSON, D. L. 1971: Vertical stratification of birds in a tropical dry forest. – Condor **73:** 46–55

— — 1975: Un estudio de las aves de Tumi Chucua, Departamento del Beni, Bolivia. – Pumapunku (Rev. Inst. Cultura Aymara) no. **8:** 50–56, La Paz, Bolivia.
— — 1977a: The birds of Limoncocha, Napo province, Ecuador. – Inst. Linguístico de Verano, Quito, Ecuador.
— — 1977b: Ecological relationships of small antbirds in Amazonian bird communities. – Auk **94:** 283–292
— — 1982: Historical factors and bird species richness, p. 441–452. – In: G. T. PRANCE (ed.) Biological Diversification in the Tropics. Columbia Univ. Press, New York.
PEARSON, O. P. & C. PEARSON RALPH 1978: The diversity and abundance of vertebrates along an altitudinal gradient in Peru. – Mem. Mus. Hist. Nat. „Javier Prado" no. **18,** 97 p.
PELZELN, A. VON 1868–1870: Zur Ornithologie Brasiliens. Resultate von Johann Natterers Reisen in den Jahren 1817 bis 1835. – A. Pichler's Witwe & Sohn, Wien.
PETERSON, R. T. & E. L. CHALIF 1973: A Field Guide to Mexican Birds. – Houghton Mifflin Co., Boston.
PHELPS, W. H. & W. H. PHELPS, Jr. 1950: Lista de las aves de Venezuela con su distribución. Parte **2** (Passeriformes), primera edición. – Bol. Soc. Venezolanca Ciemc. Nat. **12:** 427 p.
— — & W. H. & W. H. PHELPS, Jr. 1958: Lista de las aves de Venezuela con su distribución. Parte **1** (No Passeriformes). – Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat. **19,** 317 p.
— — & W. H. & W. H. PHELPS, Jr. 1963: Lista de las aves de Venezuela con su distribución. Parte **2** (Passeriformes), segunda edición. – Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat. **24,** 479 p.
PIELOU, E. C. 1979: Biogeography. – J. Wiley & Sons, New York.
PIERPONT, N. & J. W. FITZPATRICK 1983: Specific status and behavior of *Cymbilaimus sanctaemariae,* the Bamboo Antshrike, from southwestern Amazonia. – Auk **100:** 645–652
PINTO, O. 1938: Catálogo das aves do Brasil (1a parte). – Rev. Museu Paulista **22,** 566 p.
— — 1944: Catálogo das aves do Brasil (2a parte). – Secret. Agricult., São Paulo, 700 p.
— — 1978: Novo catálogo das aves do Brasil. Primeira parte. – São Paulo, Brasil.
PLATNICK, N. I. & G. NELSON 1978: A method of analysis for historical biogeography. – Syst. Zool. **27:** 1–16
POWELL, G. V. N. 1980: Mixed species flocking as a strategy for neotropical residents. – Acta XVII Congr. Intern. Ornith.: 813–819
PRANCE, G. T. (ed.) 1982: Biological Diversification in the Tropics. – Columbia Univ. Press, New York.
RALPH, C. P. 1975: Life style of *Coccyzus pumilus,* a tropical cuckoo. – Condor **77:** 60–72
RAND, D. M. & R. A. PAYNTER, Jr. 1981: Ornithological gazetteer of Uruguay. – Cambridge, Massachusetts. (Mus. Comp. Zool., Harvard University).
RAY, T. S. & C. C. ANDREWS 1980: Antbutterflies: Butterflies that follow army ants to feed on antbird droppings. – Science **210:** 1147–1148
REICHHOLF, J. 1975: Biogeographie und Ökologie der Wasservögel im subtropisch-tropischen Südamerika. – Anz. Ornith. Ges. in Bayern **14:** 1–69
— — 1983: Analyse von Verbreitungsmustern der Wasservögel und Säugetiere in Südamerika. – Spixiana Suppl. **9:** 167–178
RICKLEFS, R. E. 1969: An analysis of nesting mortality in birds. – Smiths. Contr. Zool. no. **9,** 48 p.
— — 1976: Growth rates of birds in the humid New World tropics. – Ibis **118:** 179–207
RIDGELEY, R. S. 1976: A Guide to the Birds of Panama. – Princeton University Press, Princeton.
— — & S. J. C. GAULIN 1980: The birds of Finca Merenberg, Huila Department, Colombia. – Condor **82:** 379–391
RIVERO, J. A. 1970: On the origin, endemism and distribution of the genus *Stefania* Rivero (Amphibia, Salientia) with a description of a new species from southeastern Venezuela. – Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat. **28:** 456–481
ROTH, P. 1981: A nest of the Rufous-vented Ground-cuckoo *(Neomorphus geoffroyi).* – Condor **83:** 388
RUSSELL, S. M. 1964: A distributional study of the birds of British Honduras. – Orn. Monogr. **1,** 195 p.
SCHÄFER, E. 1953: Contribution to the life history of the Swallow-Tanager. – Auk **70:** 403–460
— — 1954: Zur Biologie des Steißhuhnes *Nothocercus bonapartei.* – J. Ornith. **95:** 219–232
— — 1957: Les conotos. Etude comparative de *Psarocolius angustifrons* et *Psarocolius decumanus.* – Bonn. Zool. Beitr., Sonderheft **1957,** 151 p.
— — 1969: Über Lebensweise und Ökologie der im Nationalpark von Rancho Grande (Nord-Venezuela) nachgewiesenen Ameisenvogelarten (Formicariidae). – Bonn. Zool. Beitr. **20:** 99–109
— — & W. H. PHELPS, Jr. 1954: Las aves del Parque Nacional «Henri Pittier» (Rancho Grande) y sus funciones ecológicas. – Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat. **16** (no. 83): 3–167

SCHMIDT-MARLOH, D. & K.-L. SCHUCHMANN 1980: Zur Biologie des Blauen Veilchenohr-Kolibris *(Colibri coruscans)*. – Bonn. Zool. Beitr. **31:** 61–77

SCHUCHMANN, K.-L. 1978: Geschlechtsmerkmale, Lebensraum und brutbiologische Beobachtungen von *Coeligena coeligena ferruginea* (Chapman 1917) (Aves: Trochilidae). – Senckenbergiana biol. **58:** 137–141

— — 1979a: Energieumsatz in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur beim Kolibri *Ocreatus u. underwoodii*. – J. Ornith. **120:** 311–315

— — 1979b: Metabolism of flying hummingbirds. – Ibis **121:** 85–86

— — , D. SCHMIDT-MARLOH & H. BELL 1979: Energetische Untersuchungen bei einer tropischen Kolibriart *(Amazilia tzacatl)*. – J. Ornith. **120:** 78–85

SCHWARTZ, P. 1957: Observaciones sobre *Grallaricula ferrugineipectus*. – Bol. Soc. Venezolana Cienc. Nat. no. **88:** 42–62

— — 1975: Solved and unsolved problems in the *Sporophila lineola/bouvronoides* complex (Aves: Emberizidae). – Ann. Carnegie Mus. **45:** 277–285

— — & D. W. SNOW 1979: Display and related behavior of the Wire-talked Manakin. – Living Bird **17:** 51–78

SHORT, L. L. 1972: Systematics and behavior of South American flickers (Aves, *Colaptes*). – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **149:** 1–110

— — 1975: A zoogeographic analysis of the South American chaco avifauna. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **154:** 163–352

— — 1980: Chaco woodland birds of South America – some African comparisons. – Proc. IVth Pan-Afr. ornith. Congr.: 147–158

— — 1982: Woodpeckers of the World. – Delaware Mus. Nat. Hist. (Greenville, Delaware), Monogr. Series 4.

SIBLEY, C. G. 1970: A comparative study of the egg-white proteins of passerine birds. – Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. (Yale Univ.) **32,** 131 p.

— — & J. E. AHLQUIST 1972: A comparative study of the egg-white proteins of non-passerine birds. – Bull. Peabody Mus. Nat. Hist. (Yale Univ.) **39,** 276 p.

— — & J. E. AHLQUIST 1981: The phylogeny and relationships of the ratite birds as indicated by DNA-DNA hybridization. – In: G. G. E. SCUDDER & J. L. REVEAL (eds.) Evolution Today, Proc. 2nd Intern. Congr. Syst. Evol. Biol.: 303–337

— — 1983: The phylogeny and classification of the passerine birds, as indicated by comparisons of the genetic material, DNA. – Acta **XVIII** Congr. Intern. Ornith. (Moskau, 1982), im Druck.

SICK, H. 1949: Beobachtungen an dem brasilianischen Bodenkuckuck *Neomorphus geoffroyi dulcis* Snethlage. – E. MAYR & E. SCHÜZ (eds.) Ornithologie als biologische Wissenschaft (Festschr. zum 60. Geburtstag von Erwin Stresemann): 229–239

— — 1950: Apontamentos sôbre a ecologia de *«Chaetura andrei meridionalis»* Hellmayr no estado do Rio de Janeiro (Micropodidae, Aves). – Rev. Brasil. Biol. **10:** 425–436

— — 1954: Zur Biologie des amazonischen Schirmvogels, *Cephalopterus ornatus*. – J. Ornith. **95:** 233–244

— — 1959a: Notes on the biology of two Brazilian swifts, *Chaetura andrei* and *Chaetura cinereiventris*. – Auk **76:** 471–477

— — 1959b: Die Balz der Schmuckvögel. – J. Orn. **100:** 269–302

— — 1960: Zur Systematik und Biologie der Bürzelstelzer (Rhinocryptidae), speziell Brasiliens. – J. Ornith. **101:** 141–174

— — 1967: Courtship behavior in the manakins (Pipridae): a review. – Living Bird **6:** 5–22

— — 1968a: Vogelwanderungen im kontinentalen Südamerika. – Vogelwarte **24:** 217–243

— — 1968b: Über in Südamerika eingeführte Vogelarten. – Bonn. Zool. Beitr. **19:** 298–306

— — 1970b: Über Eier und Lebensweise der Weißflügel-Kotinga, *Xipholena atropurpurea*. – J. Ornith. **111:** 107–108

— — 1970b: Der Strohschwanz, *Oreophylax moreirae*, andiner Furnariide in Südostbrasilien. – Bonner Zool. Beitr. **21:** 251–268

— — 1971: Beobachtungen am Flammenkopf, *Oxyruncus*. – Bonn. Zool. Beitr. **22:** 255–260

— — 1979a: Zur Nistweise der Cotingiden *Iodopleura* und *Xipholena*. – J. Ornith. **120:** 73–77

— — 1979: Découverte de la patrie de l'Ara de Lear *Anodorhynchus leari*. – Alauda **47:** 59–60

— — & J. OTTOW 1958: Vom brasilianischen Kuhvogel, *Molothrus bonariensis*, und seinen Wirten, besonders dem Ammerfinken, *Zonotrichia capensis*. – Bonner Zool. Beitr. **9:** 40–62

— — & D. M. TEIXEIRA 1980: Discovery of the home of the Indigo Macaw in Brazil. – Amer. Birds **34:** 118–119, 212

SIMPSON, B. B. & J. HAFFER 1978: Speciation patterns in the Amazonian forest biota. – Ann. Rev. Ecol. Syst. **9:** 497–518
SIMPSON, S. F. & J. CRACRAFT 1981: The phylogenetic relationships of the Piciformes (Class Aves). – Auk **98:** 481–494
SKUTCH, A. F. 1935: Helpers at the nest. – Auk **52:** 257–273
— — 1954: Life histories of Central American birds I. – Pacific Coast Avifauna no. **31,** 448 p.
— — 1960: Life histories of Central American birds II. – Pacific Coast Avifauna no. **34,** 591 p.
— — 1961: Helpers among birds. – Condor **63:** 198–226
— — 1966: A breeding bird census and nesting success in Central America. – Ibis **108:** 1–16
— — 1967: Life histories of Central American highland birds. – Publ. Nuttall Ornith. Club no. **7,** 213 p.
— — 1969 a: A study of the Rufous-fronted Thornbird and associated birds. – Wilson Bull. **81:** 5–43, 123–139
— — 1969 b: Life histories of Central American birds III. – Pacific Coast Avifauna no. **35,** 580 p.
— — 1970: The display of the Yellow-billed Cotinga *Carpodectes antoniae.* – Ibis **112:** 115–116
— — 1971: Life history of the Keel-billed Toucan. – Auk **88:** 381–424
— — 1972: Studies of tropical American birds. – Publ. Nuttall Ornith. Club no. **10,** 228 p.
— — 1981: New Studies of Tropical American Birds. – Publ. Nuttall Orn. Club no. **19:** 281 p.
SLUD, P. 1957: The song and dance of the Long-tailed Manakin, *Chiroxiphia linearis.* – Auk **74:** 333–339
— — 1960: The birds of Finca "La Selva", Costa Rica: A tropical wet forest locality. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **121:** 49–148
— — 1964: The birds of Costa Rica. Distribution and ecology. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **128:** 1–430
— — 1976: Geographic and climatic relationships of avifaunas with special reference to comparative distribution in the Neotropics. – Smiths. Contr. Zool. **212,** 149 p.
— — 1980: The birds of Hacienda Palo Verde, Guanacaste, Costa Rica. – Smiths. Contr. Zool. **292,** 92 p.
SMITH, N. G. 1980: Some evolutionary, ecological, and behavioural correlates of communal nesting by birds with wasps or bees. – Acta XVII Congr. Intern. Ornith.: 1199–1205
SMITH, N. J. H. 1980: Further advances of House Sparrows into the Brazilian Amazon. – Condor **82:** 109–111
SMITH, S. M. 1971: The relationship of grazing cattle to foraging rates in anis. – Auk **88:** 876–880
SMITH, W. J. 1971: Behavioral characteristics of serpophaginine tyrannids. – Condor **73:** 259–286
— — & F. VUILLEUMIER 1971: Evolutionary relationships of some South American ground tyrants. – Bull. Mus. Comp. Zool. **141:** 179–268
SNOW, B. K. 1970: A field study of the Bearded Bellbird in Trinidad. – Ibis **112:** 299–329
— — 1972: A field study of the Calfbird *Perissocephalus tricolor.* – Ibis **114:** 139–162
— — 1973 a: Social organization of the Hairy Hermit *Glaucis hirsuta.* – Ardea **61:** 94–105
— — 1973 b: The behavior and ecology of hermit hummingbirds in the Kanuku Mountains, Guayana. – Wilson Bull. **85:** 163–177
— — 1973 c: Notes on the behavior of the White Bellbird. – Auk **90:** 743–751
— — 1977: Territorial behavior and courtship of the male Three-wattled Bellbird. – Auk **94:** 623–645
— — 1979: The oilbirds of Los Tayos. – Wilson Bull. **91:** 457–461
— — 1981: Relationships between hermit hummingbirds and their food plants in eastern Ecuador. – Bull. B. O. C. **101:** 387–396
— — & D. W. SNOW 1971: The feeding ecology of tanagers and honeycreepers in Trinidad. – Auk **88:** 291–322
— — & D. W. SNOW 1979: The Ochre-bellied Flycatcher and the evolution of lek behavior. – Condor **81:** 286–292
SNOW, D. W. 1961: The natural history of the Oilbird, *Steatornis caripensis,* in Trinidad, W. I. Part I. General behavior and breeding habits. – Zoologica (New York) **46:** 27–48
— — 1962 a: A field study of the Golden-headed Manakin, *Pipra erythrocephala,* in Trinidad, W. I. – Zoologica (New York) **47:** 183–198
— — 1962 b: A field study of the Black and White Manakin, *Manacus manacus,* in Trinidad. – Zoologica (New York) **47:** 65–104
— — 1962 c: The natural history of the Oilbird, *Steatornis caripensis,* in Trinidad, W. I. Part **2.** Population, breeding ecology and food. – Zoologica (New York) **47:** 199–221
— — 1962 d: Notes on the biology of some Trinidad swifts. – Zoologica (New York) **47:** 129–139
— — 1963: The evolution of manakin displays. – Proc. 13th Intern. Ornith. Congr. 553–561
— — 1971 a: Evolutionary aspects of fruit-eating by birds. – Ibis **113:** 194–202
— — 1971 b: Observations on the Purple-throated Fruit-Crow in Guayana. – Living Bird **10:** 5–17
— — 1971 c: Notes on the biology of the Cock-of-the-rock *(Rupicola rupicola).* – J. Ornith. **112:** 323–333

— — 1971 d: Social organization of the Blue-backed Manakin. – Wilson Bull. **83:** 35–38
— — 1973 a: The classification of the Cotingidae (Aves). – Breviora (Museum of Comparative Zoology), no. **409,** 27 p.
— — 1973 b: Distribution, ecology and evolution of the bellbirds *(Procnias,* Cotingidae). – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. **25:** 367–391
— — 1975: The classification of the manakins. – Bull. Brit. Ornith. Club **95:** 20–27
— — 1976 a: The relationships between climate and annual cycles in the Cotingidae. – Ibis **118:** 366–401
— — 1976 b: The Web of Adaptation. Bird Studies in the American Tropics. – Quadrangle, New York.
— — 1977 a: The display of the Scarlet-horned Manakin *Pipra cornuta.* – Bull. Brit. Ornith. Club **97:** 23–27
— — 1977 b: Duetting and other synchronised displays of the blu-backed manakins, *Chiroxiphia* Spp. – In: B. Stonehouse & C. Perrins (eds.) Evolutionary Ecology. Baltimore, Univ. Park Press.
— — 1979: Pipridae. – In: M. A. Traylor, jr. (ed.) Check-list of Birds of the World, vol. **8.** – Cambridge, Massachusetts.
— — 1980 a: Ornithological research in tropical America – the last 35 years. – Bull. Brit. Ornith. Club **100:** 123–131
— — 1980 b: Regional differences between tropical floras and the evolution of frugivory. – Acta XVII Congr. Intern. Ornith.: 1192–1198
— — 1982: The Cotingas. – British Museum (Nat. Hist.), Oxford Univ. Press, Oxford.
— — & D. Goodwin 1974: The Black-and-gold Cotinga. – Auk **91:** 360–369
— — & B. K. Snow 1964: Breeding seasons and annual cycles of Trinidad land birds. – Zoologica (New York) **49:** 1–39
— — & B. K. Snow 1973: The breeding of the Hairy Hermit *Glaucis hirsuta* in Trinidad. – Ardea **61:** 106–122
— — & B. K. Snow 1980: Relationships between hummingbirds and flowers in the Andes of Colombia. – Bull. Brit. Mus. (Nat. Hist.), Zool. **38:** 105–139
— — 1983: The use of *Espeletia* by paramo hummingbirds in the Eastern Andes of Colombia. – Bull. Brit. Orn. Cl. **103:** 89–94
Snyder, D. E. 1966: The Birds of Guyana (formerly British Guiyana). – Peabody Museum, Salem.
Spix, J. B. von 1824–1825: Avium species novae Brasiliam. Vol. **1 & 2.** – Hübschmann, München.
Stiles, F. G. 1980: The annual cycle in a tropical wet forest hummingbird community. – Ibis **122:** 322–343
— — & L. L. Wolf 1979: Ecology and evolution of lek mating behavior in the Long-tailed Hermit Hummingbird. – Ornith. Monogr. **27,** 78 p.
Stresemann, E. 1950: Die brasilianischen Vogelsammlungen des Grafen Hoffmannsegg aus den Jahren 1800–1812. – Bonn. Zool. Beitr. **1:** 126–143
— — 1955: Besprechung von A. F. Skutch (Life histories of Central American birds, 1954). – J. Ornith. **96:** 355–356
Swierczewski, E. V. & R. J. Raikow 1981: Hind limb morphology, phylogeny, and classification of the Piciformes. – Auk **98:** 466–480
Tashian, R. E. 1957: Nesting behavior of the Crested Oropéndola *(Psarocolius decumanus)* in northern Trinidad, B. W. I. – Zoologica (New York) **42:** 87–98
Terborgh, J. 1971: Distribution on environmental gradients: theory and a premilinary interpretation of distributional patterns in the avifauna of the Cordillera Vilcabamba, Peru. – Ecology **52:** 23–40
— — & J. S. Weske 1972: Rediscovery of the Imperial Snipe in Peru. – Auk **89:** 497–505
— — & J. S. Weske 1975: The role of competition in the distribution of Andean birds. – Ecology **56:** 562–576
— — , J. W. Fitzpatrick and L. Emmons 1982: Annotated checklist of bird and mammal species of Cocha Cashu Biological Station, Manu National Park, Peru. – Fieldiana (Zool. Ser.), in press.
Traylor, M. A., Jr. 1977: A classification of the tyrant flycatchers (Tyrannidae). – Bull. Mus. Comp. Zool. **148:** 129–184
— — 1979 a: Two sibling species of *Tyrannus* (Tyrannidae). – Auk **96:** 221–233
— — 1979 b: Tyrannidae. – In: M. A. Traylor, Jr. (ed.) Check-list of Birds of the World, vol. **8.** – Cambridge, Massachusetts.
Turner, J. R. G. 1982: How do refuges produce biological diversity? Allopatry and parapatry, extinction and gene flow in mimetic butterflies. – In: G. T. Prance (ed.) Biological Diversification in the Tropics, Columbia Univ. Press, New York.
Vanzolini, P. E. & E. E. Williams 1970: South American anoles: The geographic differentiation and evolution of the *Anolis chrysolepis* species group (Sauria, Iguanidae). – Arqu. Zool., São Paulo, **19,** 298 p.

— — & — —. 1981: The vanishing refuge: A mechanism for ecogeographic speciation. – Pap. Avulsos de Zoologia (São Paulo) **34** (23): 251–255

VAURIE, C. 1968: Taxonomy of the Cracidae (Aves). – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **138:** 131–260

— — 1980: Taxonomy and geographical distribution of the Furnariidae (Aves, Passeriformes). – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **166:** 1–357

VEHRENCAMPS: S. L. 1977: Relative fecundity and parental effort in communally nesting anis, *Crotophaga sulcirostris.* – Science **197:** 403–405

— — 1978: The adaptive significance of communal nesting in Groove-billed Anis *(Crotophaga sulcirostris).* – Behav. Ecol. Sociobiol. **4:** 1–33

VLECK, C. M. & D. VLECK 1979: Metabolic rate in five tropical bird species. – Condor **81:** 89–91

VUILLEUMIER, F. 1965: Relationships and evolution within the Cracidae (Aves, Galliformes). – Bull. Mus. Comp. Zool. **134:** 1–27

— — 1969a: Pleistocene speciation in birds living in the high Andes. – Nature **223:** 1179–1180

— — 1969b: Systematics and evolution in *Diglossa* (Aves, Coerebidae). – Amer. Mus. Novitates no. **2381,** 44 p.

— — 1970a: L'organisation sociale des bandes vagabondes d'oiseaux dans les Andes du Pérou central. – Rev. Suisse Zool. **77:** 209–235

— — 1970b: Insular biogeography in continental regions. I. The northern Andes of South America. – Amer. Nat. **104:** 373–388

— — 1970c: Generic relations and speciation patterns in the caracaras (Aves: Falconidae). – Breviora (Mus. Comp. Zool.) no. **355,** 29 p.

— — 1978: Remarques sur l'echantillonage d'une riche avifaune de l'ouest de l'ecuador. – L'Oiseau et R. F. O. **48:** 21–36

— — 1980: Speciation in birds of the high Andes. – Acta XVII Congr. Intern. Ornith.: 1256–1261

— — 1981: Ecological aspects of speciation in birds, with special reference to South American birds, p. 101–148. In: Ecología y Genética de la Especiación animal (O. REIG, ed.). Simposia. Univ. Simon Bolivar. Primeras Jornados Científicas Caracas.

— — & D. N. EWERT 1978: The distribution of birds in Venezuelan páramos. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **162:** 47–90

— — & D. SIMBERLOFF 1980: Ecology versus history as determinants of patchy and insular distributions in high Andean birds. – Evol. Biol. **12:** 235–379

WAGNER, H. O. 1954: Versuch einer Analyse der Kolibribalz. – Z. Tierpsych. **11:** 182–212

— — 1955: The molt of hummingbirds. – Auk **72:** 286–291

— — 1959: Beitrag zum Verhalten des Weißohrkolibris *(Hylocharis leucotis* Vieill.). – Zool. Jahrbuch (Syst.) **86:** 253–302

— — 1966: Meine Freunde, die Kolibris. Streifzüge durch Mexico. – Parey, Berlin & Hamburg.

WARTER, S. L. 1965: The cranial osteology of the New World Tyrannoidea and its taxonomic implications. – Univ. Microfilms Ltd., Ann Arbor, Michigan, 161 p.

WEATHERS, W. W. 1979: Climatic adaptation in avian standard metabolic rate. – Oecologia **42:** 81–89

WETMORE, A. 1965, 1968, 1972: The birds of the Republic of Panamá. – Smiths. Misc. Coll. **150** (1): 1–483 (Part 1), **150** (2): 1–605 (Part 2), **150** (3): 1–631 (Part 3).

WHITMORE, T. C. (ed.) 1983: Biogeography and Quaternary History in Tropical America. – Clarendon Press, Oxford.

WILLIAMS, M. D. 1980: First description of the eggs of the White-winged Guan, *Penelope albipennis,* with notes on its nest. – Auk **97:** 889–892

WILLIS, E. O. 1960a: A study of the foraging behavior of two species of ant-tanagers. – Auk **77:** 150–170

— — 1960b: Voice, courtship, and territorial behavior of ant-tanagers in British Honduras. – Condor **62:** 73–87

— — 1961: A study of nesting ant-tanagers in British Honduras. – Condor **63:** 479–503

— — 1966a: Ecology and behavior of the Crested Ant-tanager. – Condor **68:** 56–71

— — 1966b: Notes on a display and nest of the Club-winged Manakin. – Auk **83:** 475–476

— — 1967: The behavior of Bicolored Antbirds. – Univ. Calif. Publ. Zool. **79:** 1–132

— — 1968a: Taxonomy and behavior of Pale-faced Antbirds. – Auk **85:** 253–264

— — 1968b: Studies of the behavior of Lunulated and Salvin's Antbirds. – Condor **70:** 128–148

— — 1969: On the behavior of five species of *Rhegmatorhina,* ant-following antbirds of the Amazon basin. – Wilson Bull. **81:** 363–395

— — 1972 a: Taxonomy, ecology, and behavior of the Sooty Ant-tanager *(Habia gutturalis)* and other ant-tanagers (Aves). – Amer. Mus. Novitates no. **2480**, 38 p.
— — 1972 b: The behavior of Plain-brown Woodcreepers, *Dendrocincla fuliginosa.* – Wilson Bull. **84:** 377–420
— — 1972 c: The behavior of Spotted Antbirds. – Orn. Monogr. **10**, 162 p.
— — 1973: The behavior of Ocellated Antbirds. – Smiths. Contr. Zool. **144**, 57 p.
— — 1974: Populations and local extinctions of birds on Barro Colorado Island, Panamá. – Ecol. Monogr. **44:** 153–169
— — 1977: Lista preliminar das aves da parte noroeste e áreas vizinhas da Reserva Ducke, Amazonas, Brasil. – Rev. Brasil. Biol. **37:** 585–601
— — 1979 a: Behavior and ecology of two forms of White-chinned Woodcreepers *(Dendrocincla merula,* Dendrocolaptidae) in Amazonia. – Pap. Avulsos, Dep. Zool. (São Paulo) **33:** 27–66
— — 1979 b: Commentary. – Condor **81:** 324
— — 1979 c: Behavior and ecology of the Black-spotted Bare-eye, *Phlegopsis nigromaculata* (D'ORB. & LAFR.) (Aves, Formicariidae). – Rev. Brasil. Biol. **39:** 117–159
— — 1981: Diversity in adversity: the behaviors of two subordinate antbirds. – Arquiv. Zool. (São Paulo) **30:** 159–234 *(Pyriglena leuconota* and *Pithys albifrons).*
— — 1982a: The behavior of Scale-backed Antbirds. – Wilson Bull. **94:** 447–462
— — 1982b: The behavior of Black-banded Woodcreepers *(Dendrocolaptes picumnus).* – Condor **84:** 272–285
— — & E. EISENMANN 1979: A revised list of birds of Barro Colorado Island, Panama. – Smiths. Contr. Zool. **291**, 31 p.
— — & Y. ONIKI 1972: Ecology and nesting behavior of the Chestnut-backed Antbird *(Myrmeciza exsul).* – Condor **74:** 87–98
— — & Y. ONIKI 1978: Birds and army ants. – Ann. Rev. Ecol. Syst. **9:** 243–263
— — & Y. ONIKI 1981: Notes on the Slender Antbird. – Wilson Bull. **93:** 103–107
— — , D. WECHSLER & Y. ONIKI 1978: On behavior and nesting of McConnell's Flycatcher *(Pipromorpha macconnelli):* does female rejection lead to male promiscuity? – Auk **95:** 1–8
WOLF, L. L. 1969: Breeding and molting periods in a Costa Rican population of the Andean Sparrow. – Condor **71:** 212–219
WOOLFENDEN, G. E. 1976: Co-operative breeding in American birds. – Proc. 16th Intern. Ornith. Congr. (Canberra **1974**): 674–684

Anschrift des Autors:
Dr. J. Haffer,
Tommesweg 60, 4300 Essen 1

SPIXIANA	Supplement 9	167–178	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Analyse von Verbreitungsmustern der Wasservögel und Säugetiere in Südamerika

Von **Josef H. Reichholf**

Zoologische Staatssammlung München

Abstract

Analysis of Patterns of Distribution of Water Birds and Mammals in South America

South American water birds and mammals deviate from the overall trend of increase of species numbers towards the tropics. Amazonia is impoverished in this groups despite the increase of fish-feeding water birds towards the equator, but this trend is counterbalanced by the decreasing other groups of aquatic birds. Similar patterns one can find in aquatic, semiaquatic and other groups of mammals. The common cause may be the low supply in food, which is far below the limits for diving and dabbling ducks in most of the Amazonian waters with bentic biomass values around 1 gram per square meter (cf. fig. 5). The low content of electrolytes and minerals in the soils and waters of Amazonia may be the main cause of the poorness in species of water birds and mammals. The available results indicate an ecological regulation of species diversity.

1. Armut in der Fülle?

Amazonien gilt als das artenreichste Landgebiet der Erde. Neuesten Schätzungen zufolge dürfte allein der tropische Regenwald Amazoniens mehrere Millionen Arthropodenarten beinhalten. Für Waldvögel liegt die Artenzahl mit etwa 550 gut doppelt so hoch wie im Kongo-Regenwald (Haffer 1974). In den Gewässern Amazoniens leben wenigstens 1 300 Fischarten. Das Stromsystem des Mississippi-Missouri bringt es dagegen nur auf 250 Arten und ganz Westeuropa auf 60 (Roberts 1973).

Andererseits gibt es durchaus auch Tiergruppen, die dem allgemeinen Trend zur Artenzunahme von den höheren zu den niederen Breiten, insbesondere zu den feuchttropischen Tiefländern äquatorialer Gebiete, nicht folgen. Süßwasserinvertebraten und Diatomeen werden als solche Ausnahmen genannt (MacArthur 1969). Amazonien ist sehr arm an Mollusken (Fittkau 1981); ein Befund, der sich zumindest für die Gehäuseschnecken und Süßwassermuscheln überzeugend mit dem extrem geringen Calziumgehalt der Böden und Gewässer Zentralamazoniens (Furch & Klinge 1978) interpretieren läßt. Nach den Randgebieten hin, insbesondere zum andinen Vorland, nimmt die Artenmannigfaltigkeit der Landschnecken rasch zu.

Eine weitere Ausnahme bilden die Wasservögel. Ihre Repräsentanz bezüglich Artenzahl und Individuenmenge bleibt in Amazonien weit unter den Werten für andere Vogelgruppen zurück. Einige Gruppen von Wasservögeln, wie etwa die Enten (Anatiden), zeigen global betrachtet sogar einen antitropischen Trend (Reichholf 1975). Die Armut an Enten fällt jedem Besucher amazonischer Flüsse auf, auch wenn sich lokal Ansammlungen von einigen Hundert für mehr oder minder kurze Zeit beobachten lassen. Mit den Entenmassen auf Gewässern der kühl-gemäßigten Breiten sind solche Ansammlungen kaum zu vergleichen.

Von diesem Befund ausgehend stellt sich die Frage, inwieweit sich die feuchten Tropen überhaupt als Lebensräume für größere Vögel und Säugetiere eignen. Die Analyse der Verbreitungsmuster ausge-

wählter Gruppen kann zur Beantwortung dieser Frage erste Anhaltspunkte vermitteln, die sich zu überprüfbaren Arbeitshypothesen zusammenfügen lassen.

2. Verbreitungsmuster neotropischer Wasservögel

2.1 Allgemeines

Unter der ökologischen Gruppe der „Wasservögel" werden recht unterschiedliche Vogelformen zusammengefaßt, die in entscheidenden Phasen ihrer Lebensabläufe an Gewässerlebensräume gebunden sind (Reichholf 1975). Sie setzen sich ernährungsökologisch aus (Wasser-)Pflanzenfressern (herbivore Typen), Allesfressern (omnivore Typen), Abfallfressern (detritivore Typen), Verwerter von Zoobenthos (vor allem Macroinvertebraten) und Fischfresser (piscivore Typen) zusammen. Die Nahrungsaufnahme kann schwimmend, tauchend oder vom Ufer aus erfolgen. Auch bei der Technik des Nahrungserwerbs zeigen sich ganz unterschiedliche Typen, wie Lauerjäger am Ufer, Freiwasserjäger, Stoßtaucher und Gruppenjäger. Jede Technik erfordert neben den entsprechenden morphologischen Anpassungen auch einen spezifischen Energieaufwand zum Erreichen der Nahrung. Ihre Effizienz hängt vom Gewinn, d. h. von der Verfügbarkeit von entsprechender Nahrung ab. Sie kann durch artfremde Konkurrenten vermindert werden.

2.2 Artenzahlen

Die regionale Zusammensetzung der Wasservogelfauna unterliegt im ostandinen Südamerika drei hauptsächlichen Trends, die sich untereinander zum Teil kompensieren. Während die Zahl der Fischfresser von den gemäßigten Breiten zu den inneren Tropen klar zunimmt, verläuft die Entwicklung bei den Konsumenten niedrigerer Trophiestufen genau gegenläufig und beide Trends werden von jahreszeitlichen Wanderungen überlagert. Tab. 1 zeigt, wie dadurch eine Häufung der Artenzahlen im subtropischen Bereich zustande kommt.

Tab. 1: Trends im Artenspektrum der Wasservögel im ostandinen Südamerika
(B = Brutvögel G = Gastvögel; Daten aus REICHHOLF 1975)

	Tropen		Subtropen		Gemäßigte Zone	
	B	G	B	G	B	G
Enten + Bläßhühner	8	1	10	14	18	5
Fischfresser (Reiher, Störche, Kormorane, etc.)	35	5	29	7	19	4
Wasservögel (insgesamt)	43	6	39	21	37	9
Summe (Gesamtartenzahl)	49		60		46	

Diese Trends wurden bereits ausführlicher behandelt (Reichholf 1975). Greift man die beiden ausgeprägtesten Pflanzenfressergruppen unter den Wasservögeln, die Schwäne (Gattungen *Cygnus* und *Coscoroba)* und die Bläßhühner (Gattung *Fulica)*, heraus, so wird deutlich, wie sehr diese Arten den innertropischen Raum meiden. Selbst die Winterquartiere reichen bei Coscoroba- und Schwarzhalsschwan gerade in den subtropischen Bereich mit seinen periodisch austrocknenden Flachgewässern hinein. Amazonien wird mit seinem Meer von Flüssen und Überschwemmungsgebieten als Überwinterungsgebiet nicht genutzt. Mit 8 *Fulica*-Arten gehört Südamerika zu den artenreichsten Regionen für

Bläßhühner; eine konvergente Entwicklungsgruppe aus der Familie der Rallen (Rallidae), die sich in das Größenspektrum der wasserpflanzenfressenden Entenvögel (Anatidae) einreiht. Keine dieser *Fulica*-Arten besiedelt das tropische Tiefland, obwohl es dort auch keine unmittelbaren Konkurrenten aus der Anatiden-Gruppe gibt. Abb. 1 und 2 zeigen diese sehr charakteristischen Verbreitungsmuster. Weitere sind der Arbeit von Reichholf (1975) zu entnehmen.

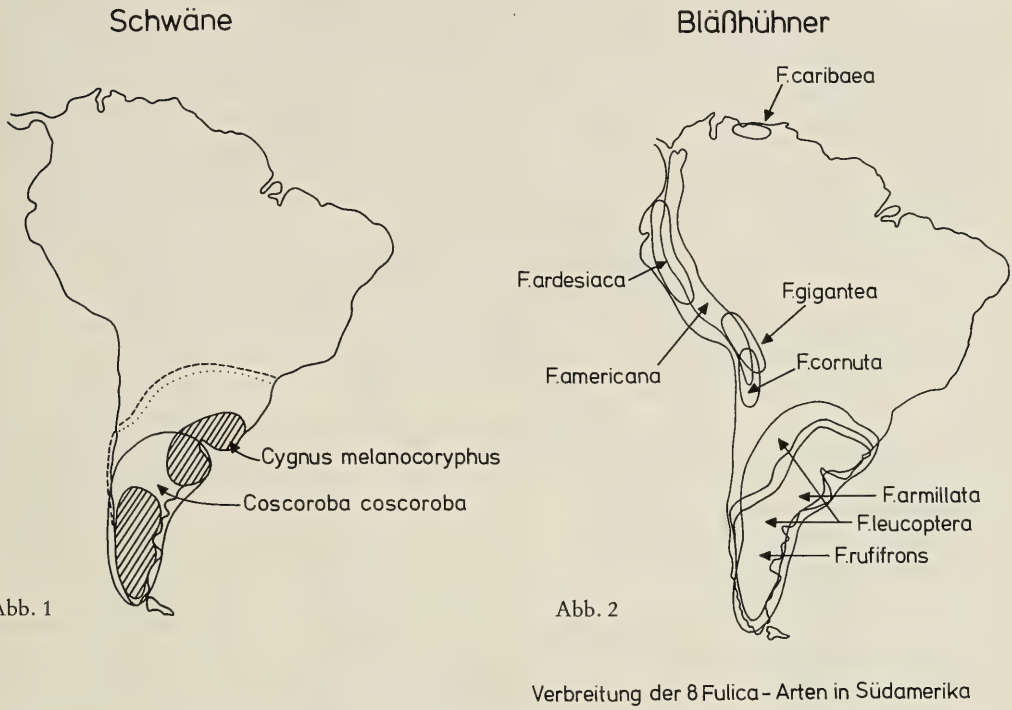


Abb. 1: Brut- und Überwinterungsgebiete (unterbrochene Linien) von Schwarzhals-, *Cygnus melanocoryphus*, und Koskorobaschwan, *Coscoroba coscoroba*. – Breeding and wintering (broken lines) areas of Black-necked and Coscoroba Swans.
Abb. 2: Außertropisches Verbreitungsmuster der phytophagen Bläßhühner (Gattung *Fulica;* Rallidae) in Südamerika. – Extratropical distribution of the phytophagous coots (genus *Fulica;* Rallidae) in South America.

3. Aquatische und semiaquatische Säugetiere

3.1 Allgemeines

Die südamerikanische Säugetierfauna setzt sich aus eigenständigen Elementen der jahrmillionenlangen Isolation und deren Überlagerung durch den großen interamerikanischen Austausch über die Landbrücke von Panama zusammen. Die Faunenbeziehungen laufen einerseits zum großen Block der Südkontinente (Gondwanaland), andererseits zur „modernen" Richtung aus der Nearktis (Keast 1969, Simpson 1981). Ein besonderes Problem stellt die pleistozäne Aussterbewelle der meisten Großsäuger dar. Die gegenwärtige Säugetierfauna Südamerikas muß als verarmt angesehen werden! Das überrascht umso mehr als die anderen Wirbeltiergruppen und die Wirbellosen gerade in der Neogaea

Höchstzahlen ihres Artenreichtums entwickelten und bis zur Gegenwart erhalten konnten. Als bislang gängigste Annahme für das pleistozäne Verschwinden sehr vieler Großsäuger in Südamerika gilt das Eindringen des Menschen in den südamerikanischen Raum und die aktive Ausrottung der relativ langsamen Arten, beispielsweise der Riesenfaultiere (Glyptodonten).

Wenngleich diese Theorie gute Argumente für sich hat, so bleibt doch die zentrale Frage, warum dies (nur) in Südamerika und nicht anderswo in vergleichbarem Umfang passierte. In Afrika konnten sich

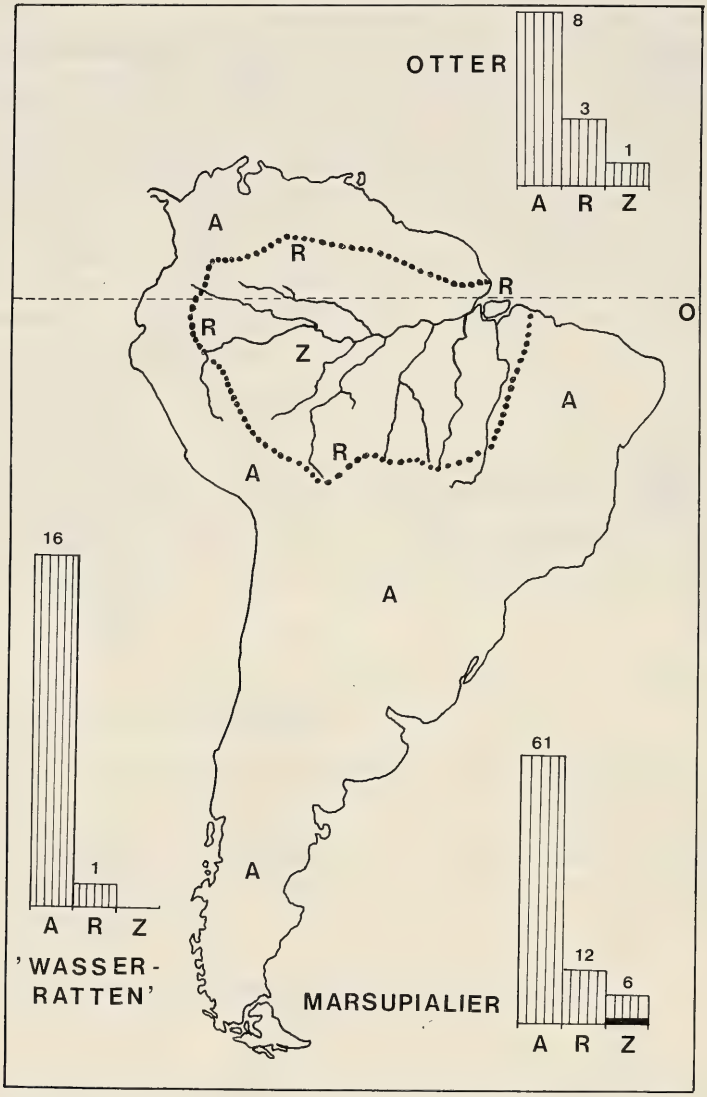


Abb. 3: Artenzahl von Ottern (Lutrinae), „Wasserratten" (Rodentia) und Beutelratten (Didelphidae) im zentral-amazonischen Regenwald (Z), in den amazonischen Randgebieten (R) und im außeramazonischen Bereich (A). Die Armut an diesen Anpassungstypen im Bereich des tropischen Tieflandregenwaldes geht daraus klar hervor. – Species numbers of otters (Lutrinae), aquatic and semiaquatic rat-like rodents („Wasserratten") and marsupials (Didelphidae) in the central amazonian rain forest area (Z), in the marginal regions (R) and in the extra-amazonian parts of South America (A). The poorness in the central region (dotted line) is clearly visible.

riesige Bestände von Großwild in außerordentlich reicher Artenzusammensetzung bis auf den heutigen Tag erhalten, obwohl es vom Menschen auch in der vorkolonialen Zeit dichter besiedelt gewesen war als Südamerika. Das mit weitem Abstand am dünnsten besiedelte Gebiet der Neotropis, das amazonische Tiefland, weist auch die geringste Artendichte an bodengebundenen größeren Säugetieren auf. Dies wird am deutlichsten, wenn man analog zu den Wasservögeln die aquatischen und semiaquatischen Säugetiere Südamerikas in ihren Verbreitungsmustern und Artendichten betrachtet.

3.2 Verbreitungsmuster wassergebundener Säugetiere

Die Abgrenzung „terrestrisch", „aquatisch" und „semiaquatisch" fällt bei den Säugetieren noch schwerer als bei den Wasservögeln. Im Gegensatz zu den Wasservögeln, die praktisch durchwegs den phylogenetisch alten Gruppen der Nichtsingvögel angehören und entsprechend gute Artabgrenzungen zeigen, ist die systematische Abgrenzung bei vielen Säugetierarten und -gruppen durchaus problematisch. Superspezies-Komplexe treten häufig auf (vgl. z. B. Hershkovits [1977]). Die Auswahl wurde nach Cabrera & Yepes (1960) vorgenommen und auf die „Wasserratten" ("Ratas y Ratones Acuaticas" nach der Zuordnung bei Cabrera & Yepes l. c.) der Familie Cricetidae bezogen. Ergänzend erfolgte eine Aufgliederung der Otter (Lutrinae der Familie Mustelidae) nach Vorkommen in Zentralamazonien, in den Randgebieten des tropischen Regenwaldes und in anderen Biomen außerhalb des amazonischen Regenwaldes. Die Ergebnisse für die 17 Taxa der Cricetidae und die 9 Otter-Arten sind in Abb. 3 dargestellt. Nach der Revision von van Zyll de Jong (1972) bilden die südamerikanischen Otter schwer überblickbare Superspezies-Komplexe, in denen die Zuordnung zum Artstatus schwerfällt. Je nach Wahl der Taxa ergeben sich daher unterschiedliche Artenzahlen, aber keine grundsätzlichen Äderungen im Verbreitungsmuster.

Die Verteilung zeigt ein zunächst recht überraschendes Bild. „Wasserratten" als aquatische oder semiaquatische Vertreter der Rodentia aus der Familie der Cricetiden („Hamster") fehlen im zentralamazonischen Raum offenbar völlig. Selbst die so anpassungsfähigen Otter sind nur mit einer Art dort vertreten *(Pteronura brasiliensis,* der Riesenotter). Doch auch die erreicht ihre größten Häufigkeiten in den Gewässern der Randgebiete oder im Bereich der Überschwemmungsseen am Hauptlauf des Amazonas. Weite Bereiche Zentralamazoniens scheinen von Natur aus nur sehr geringe Bestände von Riesenottern gehabt zu haben. In den Gewässern Zentralamazoniens lebt nach unpublizierten Feststellungen von F. Reiss, Zoologische Staatssammlung München, auch eine kleinere Otter-Art *(Lontra longicaudis enudris).* Sie ist möglicherweise weiter verbreitet, als bisher angenommen wurde. Ob sie syntop mit dem Riesenotter vorkommt, ist offenbar noch nicht bekannt.

Daß dieses Verteilungsmuster nicht auf die aquatischen und semiaquatischen Gruppen beschränkt bleibt, geht aus der Aufgliederung des Artenspektrums der Beuteltiere (Marsupialia) hervor. In dieser, die Didelphiden und Caenolestiden umfassenden Gruppe, die in der Neogaea eine eigenständige adaptive Radiation durchgemacht hat, befinden sich nur zwei aquatische bzw. semiaquatische Formen, nämlich der Schwimmbeutler, *Chironectes minimus,* und die Dickschwanz-Beutelratte, *Lutreolina crassicaudata.* 77 der 79 Arten können als terrestrisch eingestuft werden. In Zentralamazonien leben nur 10% dieses Artenspektrums, in den Randgebieten 20%. Die Hauptmasse, nämlich 77% aller Arten, findet sich außerhalb des tropischen Regenwaldes, in welchem möglicherweise nur eine einzige Art der Marsupialier endemisch vorkommt! Die Verteilung in Abb. 3 zeigt also einen vom Wasser unabhängigen, antitropischen Trend.

Nimmt man die Nagetiere als Ganzes, so verbessert sich die Aufteilung keinesfalls zugunsten der feuchten Tropen. Selbst typische Arten, wie das Wasserschwein (Capybara), *Hydrochoerus hydrochaeris,* (Abb. 4) sind keineswegs gleichmäßig über die amazonischen Gewässersysteme verbreitet. Vielmehr zeigen sie lokale Häufungen ihrer Siedlungsdichte in den Randgebieten bzw. am Hauptstrom des Amazonas und im Mündungsgebiet. Die größten Bestandsdichten wurden aber wohl außerhalb, in den Savannen Venezuelas und ganz besonders am Paraná-Paraguay erreicht.

Wenige Befunde liegen für die Siedlungsdichte von Flußdelphinen *(Inia geoffrensis* und *Sotalia pallida)* in amazonischen Gewässern vor. Der eigentliche Flußdelphin, *Inia geoffrensis,* besiedelt haupt-

Abb. 4: Verbreitung und Siedlungsdichte (Maximum in den schwarzen Bereichen) des Wasserschweins, *Hydrochoerus hydrochaeris,* in Südamerika. – Distribution and abundance (highest density in the dark areas) of the Capybara, *Hydrochoerus hydrochaeris,* in South America.

sächlich die westlichen Randgebiete (Alto Amazonas, Nebenflüsse in Peru und Bolivien), während *Sotalia* weiter verbreitet ist und auch den unteren Amazonas sowie die Mündungsseen (z. B. am Tocantins) bewohnt. *Stenodelphis blainvillei* kommt im Rio de la Plata vor. Die Flußdelphin-Population im bolivianischen Beni-Gebiet trennt Pilleri (1977) als eigene Art *Inia boliviensis* von *Inia geoffrensis* ab. Da die Areale nicht überlappen, sondern durch die Stromschnellen des Rio Madeira getrennt sind, ergibt sich daraus wiederum die Superspezies-Situation. Die gründliche Kartierung von Pielleri & Ghir (1977) zeigt darüberhinaus, daß die Vorkommen von *Inia geoffrensis* in Amazonien genau mit der Region des ,,andinen Vorlandes" nach Fittkau (1973b) zusammenfallen. Für große Flußsysteme im Bereich der zentralamazonischen Tertiärsedimente fehlen dagegen Flußdelphin-Nachweise; ein Befund, der sehr gut mit der geochemischen Gliederung übereinstimmt (Fittkau l. c.).

Von den Seekühen (Trichechidae) lebt *Trichechus inunguis* im Amazonas-Stromsystem und in den Altwässern vom Andenvorland bis Marajó (Mündungsdelta), während die zweite Art, *Trichechus manatus,* die Küstengewässer der Karibik von Florida über Venezuela und die Guianas bis Nordostbrasilien besiedelt. Im Vergleich zu anderen wasserpflanzenfressenden Großsäugern zeichnen sich die Seekühe durch ein ausgesprochen träges Verhalten aus. Die von der Nahrungswahl am ehesten vergleichbaren Wasserbüffel, *Bubalus arnee,* wurden erfolgreich auf der Mündungsinsel Marajó im Amazonas-Delta eingebürgert, wo sie teilweise verwilderten, aber bislang – im Gegensatz etwa zu Nordaustralien mit ebenfalls tropischen Lebensbedingungen – keine weitere Ausbreitung flußaufwärts schafften.

Schließlich bevorzugen Tapire, insbesondere der südamerikanische Flachlandtapir, *Tapirus terrestris,* die Nähe von Gewässern. Sie schwimmen gut und beweiden auch die Ufervegetation. Sie zählen zu einer stammesgeschichtlich alten Restgruppe der Nashornverwandtschaft innerhalb der Perissodactyla. Im Gegensatz zur vielleicht naheliegenden Annahme, daß der tropische Regenwald Amazoniens ihnen als Refugium seit ihrer Entstehungszeit im Oligozän gedient haben könnte, sind Tapire erst zu

Beginn des Pleistozäns vor rund 1 Million Jahren nach Südamerika über die Mittelamerikanische Landbrücke eingewandert (Thenius in Grzimek 1968) und zählen hier also zu den jüngsten Mitgliedern der Fauna! Im zentralen Raum bleiben sie selten und waren dort wohl auch nie häufig.

3.3 Andere Säugetiergruppen

Eine bedeutende Gruppe von Säugetieren, die in Südamerika endemisch ist, fand bisher noch keine Berücksichtigung. Es sind dies die Primaten, die sich hier in der Isolation von den anderen tropisch-subtropischen Kontinentalbereichen als ganz eigenständige Teilordnung der Breitnasenaffen (Platyrrhina) entwickelten. Erstaunlicherweise fehlen bodenbewohnende Arten völlig und viele benutzen ihren Schwanz als Greifschwanz (5. Hand); eine Eigenschaft, die umgekehrt den altweltlichen Schmalnasenaffen (Catarrhina) fehlt. Die Waldstruktur und die Häufigkeit von Palmen werden damit in Verbindung gebracht (Emmons & Gentry 1983).

Die Nahrung der Neuweltaffen besteht in erster Linie aus Blättern und Früchten (große Arten) sowie Insekten (kleine Arten, insbesondere die Krallenaffen Callithricidae). Keine einzige Anpassungslinie zeigt auch nur annähernd die Tendenz einer Entwicklung zu Menschenaffen oder vergleichbaren Formen; ebenso fehlen Formen, die den Boden als Nahrungsraum nutzen (z. B. Äquivalente zu den Pavianen).

Die Hauptverbreitungsgebiete der Gürteltiere (Dasypodidae), Faultiere (Bradypodidae) und Ameisenbären (Myrmecophagidae), drei typisch südamerikanische Familien aus der urtümlichen Gruppe der Nebengelenktiere (Xenarthra) – aus dem Tertiär in großer Artenfülle bekannt –, umgehen ganz ähnlich wie jene der Marsupialier den zentralamazonischen Raum. Die Faultiere leben darin jedoch mit größter Häufigkeit in den Randbereichen und entlang des Hauptstromes. Sie sind extrem langsam in ihren Bewegungen und weisen einen sehr geringen Nahrungsumsatz pro Zeiteinheit auf.

Die Ameisenbären nutzen mit Ameisen und Termiten die beiden individuenreichsten Insektengruppen. Dennoch bleiben sie im tropischen Regenwald selten im Vergleich zu den Savannen (Carrado und Llanos) der Randgebiete. Die Gürteltiere entwickelten ihre Formenvielfalt ebenfalls außerhalb des Regenwaldbereiches. Riesenformen starben erst während des Pleistozäns aus. Vor gut 10 000 Jahren müssen sie noch zusammen mit dem von Norden her einwandernden Menschen existiert haben.

Als Gegenstück zu diesen altertümlichen Familien eroberten die aus Nordamerika eingewanderten Feliden rasch fast alle Lebensraumtypen (Biome) Südamerikas. Wiederum bleibt ihr Artenspektrum jedoch im Regenwaldbereich artenarm und die wenigen Arten, die hier vorkommen, stellen sehr anpassungsfähige Generalisten bzw. hochspezialisierte Vogeljäger (Baumozelot, *Leopardus wiedi)* dar. In den Randgebieten werden die Katzen rasch artenreicher. Von anderen Carnivoren zählen insbesondere Nasenbären und Waschbären zu weit verbreiteten Angehörigen der Regenwald-Säugetiere. Ihre Verbreitungsgebiete reichen jedoch über Amazonien hinaus. Zu eigenständigen Formbildungen oder gar zu adaptiven Radiationen kam es hier nicht.

Cerviden erreichten Südamerika ebenfalls von Nordamerika aus. Die Gattung *Odocoileus* geht in den Bereich des zentralen Amazoniens. Die Pampas- und Spießhirsche *(Blastoceros* und *Mazama)* sowie die Andenhirsche *(Hippocamelus)* und Pudus *(Pudu)* umgehen wie auch die meisten *Odocoileus*-Arten den zentralen Raum weitgehend oder meiden den tropischen Regenwald ganz. Ihre Geweihe sind schwach entwickelt im Vergleich zu anderen (Trug)Hirschen gleicher Körpergröße. Großformen, wie Wapiti und Elch in Nordamerika, fehlen ganz.

Auf weitere Unterschiede, insbesondere im Vergleich zu den anderen Südkontinenten, gehen die sehr ausführlichen Studien von Keast (1969) und Hershkovitz (1969) ein. Der tropische Regenwald nimmt in Südamerika etwa $^1/_3$ der Landesfläche ein. Nach den Arten-Areal-Beziehungen (MacArthur & Wilson 1967, MacArthur 1972) wäre zu erwarten, daß er rund die Hälfte des gesamten südamerikanischen Artenspektrums der Säugetiere umfaßt!

Die einzige Ausnahme scheinen die Fledermäuse zu machen. Doch deren Vorkommen und Häufigkeiten sind noch viel zu wenig bekannt, um schlüssige Aussagen für den amazonischen Raum machen

zu können. Nach unpublizierten Mitteilungen von J. Koepcke, Zoologische Staatssammlung, dürfte es wiederum besonders in den westlichen Randgebieten zu hoher Artendichte kommen.

Die Auswahl der Säugetier-Gruppen ist daher nicht so willkürlich, wie sie auf den ersten Blick erscheinen mag. Es mangelt über weite Strecken an Daten über Vorkommen und Häufigkeit. Wo sie in einigermaßen verwertbarem Umfang vorhanden sind, zeigen sich jedoch die geschilderten Muster der Areale und Artenhäufigkeiten. Es kann daher durchaus als erste Näherung angenommen werden, daß sie die tatsächlichen Verhältnisse hinreichend genau widerspiegeln.

Davon ist Amazonien weit entfernt und Südamerika geradezu ärmlich im Vergleich zu Afrika, wo der Regenwald durchaus eigenständige Großformen hervorgebracht und erhalten hat (Okapi z. B.) oder eigene Waldformen von weit verbreiteten Steppenarten zu finden sind (z. B. Waldelefanten, Waldbüffel, zahlreiche Antilopenarten). Die geringe Biomasse von Säugetieren im tropischen Regenwald (Delany & Happold 1979; vgl. auch Rahm 1972) wäre für den Artenreichtum an sich kein entscheidender Grund der Abnahme, denn auch die meisten Vogelarten kommen in Amazonien (und in anderen tropischen Regenwaldgebieten) meist nur in vergleichsweise geringer Bestandsdichte vor. Sie steht aber mit der Extinctionswahrscheinlichkeit in engem Zusammenhang (vgl. dazu auch Fleming 1979). In der Diskussion soll daher versucht werden, diese merkwürdige Aufteilung der Artenspektren bei Säugetieren und (Wasser)Vögeln in der Neotropis vergleichend und in einer einheitlichen Theorie zu interpretieren.

4. Diskussion

Trotz gruppenspezifischer Unterschiede und Besonderheiten lassen sich einige übereinstimmende Merkmale der südamerikanischen Wasservogel- und Säugetierfaunen herausschälen. So sind Großvögel und größere Säugetiere generell in Amazonien schwach vertreten, artenarm und in niedrigen Bestandsdichten vorkommend. Das liegt einmal daran, daß Gräser und höhere Wasserpflanzen nur in kleinen Beständen vorkommen oder ganz fehlen. Bei Wasserpflanzen spielt die extreme Armut der Gewässer an Elektrolyten, insbesondere an Calzium und Phosphaten eine ganz entscheidende Rolle (Furch & Klinge 1978). Die ökologische Gliederung Amazoniens trägt diesem Nährstoffangebot Rechnung (Fittkau 1973b, 1982). Sie zeigt, in wie starkem, ja dominierendem Maße die Artenmannigfaltigkeit vom Angebot an Nährstoffen beeinflußt wird. Aber im Gegensatz zu den Wirbellosen und den niederen Wirbeltieren sowie einigen Vogelgruppen (Suboscines, Oscines), bei denen der Nahrungsknappheit mit Spezialisierung – und damit mit einer Erhöhung der Diversität – begegnet wird, sinkt die Artenmannigfaltigkeit für Wasservögel, aber auch für zahlreiche Landvogelgruppen und ganz

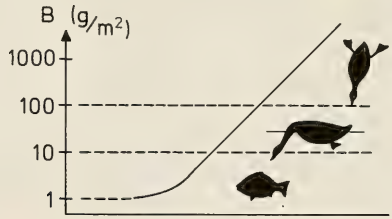


Abb. 5: Nahrungsangebot (in Gramm Biomasse pro Quadratmeter Bodenoberfläche) und Nutzungsstufen: Die Fische kommen bereits mit einer durchschnittlichen Biomassedichte von etwa 1 g/m² gut zurecht; gründelnde Wasservögel benötigen eine zehnfach höhere Biomassedichte und bei tauchenden Arten steigt das Limit nochmals um etwa den Faktor 10. Für Tauchenten lohnt sich daher das aufwendige Tauchen nur bei einem Nahrungsangebot von mehr als 100 g/m². Optimale Werte liegen für sie bei 1 kg/m². – Food supply (in grams biomass per square meter) and trophic positions: Fishes thrive already at a biomass density of about 1 g/m². Dabbling ducks need a ten times higher density of fodd biomass. For diving ducks the energy requirement while diving may be balanced only at levels above 100 g/m². Optimal gains are achieved at about 1 kg/m².

besonders für die Säugetiere in den geomorphologisch sehr gealterten Räumen des tropischen Tieflandes von Südamerika stark ab. Relativ hohe Artenzahlen (zumindest über größere Flächeneinheiten und bei Berücksichtigung von Superspezies-Komplexen) bleiben nur für die baumbewohnenden Affen und für die Fledermäuse erhalten.

Läßt sich hierfür eine einheitliche Erklärung als überprüfbare Arbeitshypothese finden?

Einen unmittelbaren Ansatz liefern die Wasservögel, für die aus den gemäßigten und subarktischen Breiten umfangreiche nahrungsökologische Untersuchungen vorliegen. Sie sollen hier nur bezüglich der grundsätzlichen Ergebnisse modellhaft ausgewertet werden.

Abb. 5 zeigt dieses Modell. Es geht davon aus, daß für die verschiedenen Grundtypen der nahrungsökologischen Nutzung der aquatischen Benthosfauna oder der Wasserpflanzen unterschiedliche energetische Ausgaben geleistet werden müssen, bevor der Gewinn (durch die erfolgreiche Nahrungsaufnahme) bilanziert werden kann. Ob die Bilanz positiv wird, hängt von der jeweiligen Nahrungsdichte und von der Höhe der Ausgaben ab.

Während Fische ohne weiteres bei einer Nahrungsdichte von 0,5–10 g/m² zu einer positiven Bilanz kommen, da sie weder Energieausgaben für die Aufrechterhaltung einer bestimmten inneren Körpertemperatur noch zur Überwindung des Auftriebes einzusetzen haben, benötigen Gründelenten schon eine Nahrungsdichte von mindestens 10 g/m². Für Tauchenten schließlich lohnt sich das energieaufwendige Tauchen langfristig gesehen nur dann, wenn die erreichbare Nahrungsdichte über 100 g/m² liegt. Ihre Optimalzone bewegt sich um 1000 g/m². Solche Werte werden in amazonischen Gewässern – von ganz lokalen Ansammlungen vielleicht abgesehen – nicht erreicht. Die Meßwerte bewegen sich vielmehr oft unter 1 g/m² (Fittkau et al. 1975, Reiss 1973, 1976). Selbst die 6,2 g/m² der Lago Jacaretinga (Reiss 1976) als Maximalwert, der 44× höher liegt als der Wert für den Lago Tupé, reicht kaum aus, um die Ansprüche von gründelnden Enten zu erfüllen. Nur wenn, wie dies die großen Moschusenten, *Cairina moschata,* tun, andere Nahrung (Früchte) zusätzlich aufgenommen werden oder das Ufer in die Nahrungssuche mit einbezogen werden kann, kommen Arten mit sehr weiter nahrungsökologischer Nische durch.

Das Tauchen als energieaufwendige Technik lohnt sich bei sehr kompakter Nahrung. Daher das Vorherrschen der fischfressenden Formen (die hier weit zu sehen sind, d. h. der Verzehr von Krebsen, Muscheln und anderen, kompakte Nahrungsbiomasse anbietenden Wassertieren ist mit eingeschlossen!) in den amazonischen Gewässern bei Wasservögeln und aquatischen Säugetieren.

Die hohe Position in den Nahrungsnetzen bedeutet jedoch hohe Energieverluste, so daß in aller Regel nur geringe Siedlungsdichten möglich sind. Ausnahmen betreffen Fischwanderungen oder schrumpfende Lagunen mit zeitweise hoher Fischdichte.

Im Gegensatz zur aufwendigen Nahrungssuche durch Tauchen erfordert das Anwarten wenig Energieausgaben über den Grundumsatz hinaus. Das Verhältnis bewegt sich etwa zwischen dem 2–3fachen des Grundumsatzes (Abb. 6). Dafür steht dem Lauerjäger aber nur ein schmaler Uferstreifen als Jagd-

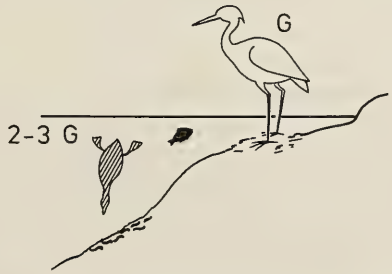


Abb. 6: Unterschiedliche Kosten für die „Lauerstrategie" und die aktive Tauchjagd bei fischfressenden Wasservögeln. G = Grundumsatz des ruhenden Vogels. – Differences in the energetic costs of the "sit-and-wait"-tactic and active diving after fishes, based on the basic metabolic requirement (G).

gebiet zur Verfügung. Die geringen Ausgaben treffen mit geringer Reichweite zusammen. Für Vögel mit gut isolierendem Federkleid und der Möglichkeit zu einfachem, schnellen Ortswechsel durch Flüge bedeutet die Anwartestrategie zweifellos eine erheblich günstigere Technik als für Säugetiere entsprechender Größe. Sie können sich weniger leisten, lange erfolglos zu warten. Lauerjäger unter Säugetieren sind daher selten und auf größere Katzen mit – relativ zur Körpermasse – geringerem täglichen Nahrungsbedarf sowie der Fähigkeit länger zu hungern beschränkt. Der weitgehende Ausfall dieser Möglichkeit trägt sicher dazu bei, daß das Artenspektrum der Säugetiere noch viel dürftiger als das der Wasservögel ist.

Gerade die Möglichkeit, längere Hungerperioden durch Warten und durch verminderte energetische Ausgaben zu überbrücken, stellt eine der wichtigsten Strategien der großen piscivoren und insektivoren Reptilien dar. Krokodile (Caimane) können nicht nur sehr lange hungern, sondern durchaus auch im Kreislauf der Nährstoffe eine zentrale Rolle spielen, indem sie Mangelphasen überbrücken ohne zugrunde zu gehen (Fittkau 1973a). Ähnlich, aber in kleinerem Maßstab benutzen die insektenfressenden Reptilien die Sonne als Wärmequelle, während sie auf Insektenbeute warten. Mit weniger als 20% des Grundumsatzes eines vergleichbaren warmblütigen Säugetieres oder Vogels können sie einen erheblich höheren Anteil an der Beute in Wachstumsprozesse oder zu Eibildung verwenden, da sie kaum oder nicht „heizen" müssen. Die „sit-and-wait-Taktik" ist daher von den Reptilien und Vögeln weitgehend besetzt, aber für die Säugetiere keine nennenswerte Strategie zum Überleben im tropischen Regenwald.

Bei den Säugetieren entsteht ein anderes Problem: die Ableitung überschüssiger Wärme bei hoher Aktivität unter den Bedingungen hoher Temperaturen und hoher Luftfeuchtigkeit. Der Vorteil, der mit hohen Innentemperaturen (und der damit verbundenen Reaktionsfähigkeit) bei niedrigen Außentemperaturen verbunden ist, verkehrt sich dann rasch ins Gegenteil. Viele Säugetierarten sind daher nachtaktiv oder brauchen die Wassernähe (Tapir, Wasserschwein).

Die Ausnahmen finden sich wiederum bei den Affen. Sie leben überwiegend oder ausschließlich (im Falle der großen Arten) im Kronenbereich der Bäume, wo sie Umweltbedingungen ausgesetzt sind, die physiologisch betrachtet mehr den Savannenverhältnissen (hohe Sonneneinstrahlung, geringe[re] Luftfeuchtigkeit) entspricht, als dem Innenklima des Regenwaldes. Die kleinen Formen dagegen verlegen einen wesentlichen Teil der Aktivität in die Nacht oder sind ganz nachtaktiv.

Beiden ökologischen Gruppen ist gemeinsam, daß sie ihre Nahrung sehr wenig pro Zeiteinheit nutzen, d. h. einer gegebenen Fläche einen nur ganz geringen Teil der momentanen Biomasse entziehen. Bei den großen herbivoren Affen sind dies wenige Blätter oder Früchte aus der großen Masse des Laubwerks und bei den Insektenfressern wenige Individuen aus den Populationen, deren Produktivität durch die Nutzung nicht beeinträchtigt wird. Die Biomasse der Affen bleibt weit unter 1‰ bezogen auf die Pflanzenbiomasse oder um 1% bezogen auf das Insektenangebot. Sie können daher ihre Nahrungsbasis ohne die Produktivität erhaltende Verzögerungszeiten nutzen. Zeitverzögerungen zwischen Produktion und Verbrauch sind jedoch notwendig, wenn hohe Nutzungsraten zustandekommen (Reichholf 1976). Sonst wird die Produktivität sehr schnell herabgedrückt auf ein Niveau, das keine hohen Nutzungsraten mehr verträgt (Colinvaux 1979, Remmert 1973).

Dieser Umstand ist vielleicht die entscheidende Ursache für die geringe Artendiversität und die sehr geringe Siedlungsdichte der Säugetiere im tropischen Regenwald Amazoniens. Es kann noch nicht abgeschätzt werden, inwieweit die Nutzung durch andere Konsumentengruppen (Konkurrenten) die produzierte Biomasse so sehr unter den Schwellenwerten hält, die eine intensivere Nutzung – und damit die Existenz von Großsäugern in dichten Herden – ermöglichen würde. Bei den Wasservögeln scheinen diesen Effekt die Fische hervorzubringen. Sie halten durch mehr oder minder konstante Beweidung die Macroinvertebraten-Biomasse deutlich unter dem Schwellenwert von etwa 10 g/m^2. Bei ganzjährig hohen Wassertemperaturen können sich keine Akkumulationsprozesse abspielen, die zu einer entsprechenden Erhöhung der Biomasse führen würden.

Die extreme Nährstoffarmut der ausgelaugten, uralten Böden Amazoniens, aber auch anderer Großräume im ostandinen Südamerika (Gran Chaco, Cerrados, Pampa) läßt auch bei stärker saisonel-

ler Produktion keine größere Akkumulation von Nahrung zu. Die geochemische Verarmung (FITTKAU 1982) steht daher in gutem Einklang mit dem zoogeographischen Befund von der Armut an „Hochleistungsorganismen" bezüglich des Stoff- und Energiehaushaltes. Ein reichliches Angebot, ja ein Überangebot von Wärme und Wasser kann dieses Defizit nicht ausgleichen. Die Produktion wird in andere Bahnen gelenkt; die Pflanzen produzieren „unter dem Zwang zu produzieren" in viel stärkerem Maße Ballaststoffe als in kühlgemäßigten oder kalten Klimaten mit reichlicher Nährstoffversorgung (FITTKAU mündl. Mitt.). Hieraus die notwendigen Nährstoffe zu entnehmen, wird für große, biomassereiche Organismen gewiß ein einschneidendes Problem.*

Der tropische Regenwald, insbesondere der Regenwald Amazoniens, ist kein Anpassungsraum für größere warmblütlige Organismen – und damit vielleicht auch kein Nutzungsraum für die Haustiere und Nutzpflanzen des Menschen. Die Stoffumsatz-/Energiebilanz dürfte in aller Regel zu ungünstig ausfallen.

Dank

Eine vereinfachende Zusammenschau riskiert immer ein höheres Maß an Unschärfe und ergänzt einen Teil der Argumentation, die sich unmittelbar auf die verfügbaren Daten begründet, mit spekulativen Schlußfolgerungen. Wenn diese in die falsche Richtung gegangen sein sollten, so betrifft es allein den Verfasser und keinesfalls Dr. E. J. FITTKAU, mit dem er so viele Details und die großen Züge der Argumentation so ausführlich diskutierte, daß es schwerfällt, die eigenen Überlegungen von der Fülle der Anregungen, die bei diesen Erörterungen auftauchten, abzugrenzen. Für zahlreiche Hinweise und anregende Diskussion danke ich auch Kollegen Dr. F. REISS.

Literatur

CABRERA, A. & J. YEPES 1960: Mamiferos Sud-Americanos. – 2. ed., Ediar, Tucuman, Buenos Aires.

COLINVAUX, P. 1979: Why big fierce animals are rare. – Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.

DELANY, M. J. & D. C. D. HAPPOLD 1979: Ecology of African mammals. – Longman, London.

EMMONS, L. H. & A. H. GENTRY 1983: Tropical forest structure and the distribution of gliding and prehensiletailed vertebrates. – Am. Nat. **121:** 513–524

FITTKAU, E. J. 1973a: Crocodiles and the nutrient metabolism of Amazonian waters. – Amazoniana **4:** 103–133

— — 1973b: Artenmannigfaltigkeit amazonischer Lebensräume aus ökologischer Sicht. – Amazoniana **4:** 321–340

— — 1976: An ecological perspective of species diversity in an Amazonian context. – Animal Research and Development **3:** 64–85

— — 1981: Armut in der Vielfalt – Amazonien als Lebensraum für Weichtiere. – Mitt. Zool. Ges. Braunau **3:** 329–343

— — 1982: Struktur, Funktion und Diversität zentralamazonischer Ökosysteme. – Arch. Hydrobiol. **95:** 29–45

— — , U. IRMLER, W. J. JUNK, F. REISS & G. W. SCHMIDT 1975: Productivity, Biomass and Population Dynamics in Amazonian Water Bodies. – In: GOLLEY & MEDINA (eds.): Tropical Ecological Systems. p. 289–311. Springer Verl., Berlin.

---

* Ein starkes Indiz für diese Annahme läßt sich von den Abschußquoten ableiten, die nach Angaben der IUCN für Amazonien für den Zeitraum 1960–67 vorliegen. Die Entnahme von 990 000 Hirschen, 480 000 Wasserschweinen, 2 170 000 Pekaris, 17 000 Riesenottern und 1 200 000 Kaimanen führte zu einer ganz drastischen Verminderung, lokal offenbar zur Vernichtung der Bestände, obwohl sie nur 0,5 Ex./km^2 bedeuten! In der Bundesrepublik verträgt der Wildschweinbestand eine jährliche Entnahmequote von etwa 0,15 Ex./km^2, obwohl das Wildschwein nur sehr begrenzt und keineswegs im ganzen Land vorkommt. Für die Pekaris läge der Wert gerade doppelt so hoch – und diese anpassungsfähigen Nabelschweine scheinen unter der Abschußquote am wenigsten zu leiden. Betrachtet man die Entnahmequote für die Hirsche (weniger als 0,2 Ex./km^2), so wird sie allein vom Reh in der Bundesrepublik (2,5 Ex./km^2) um mehr als das Zehnfache übertroffen, ohne daß hierzulande die Rehwildbestände deswegen abnehmen würden. Diese Vergleichzahlen zeigen, wie völlig unterschiedlich die Produktivität der Bestände ausfällt.

FLEMING, T. H. 1979: Neotropical mammalian diversity: Faunal origins, community composition, abundance, and function. – In: A. G. MARSHALL (ed.): The Abundance of Animals in Malesian Rain Forests. – Trans. Sixth Aberdeen-Hull Symp. Malesian Ecol. p. 67–89

FURCH, K. & H. KLINGE 1978: Towards a regional characterization of the biogeochemistry of alkali- and alkali-earth metals in Northern South America. – Acta Scient. Venezolana **29:** 434–444

HAFFER, J. 1974: Avian speciation in tropical South America. – Publ. Nuttall Orn. Club **14:** 1–390

HERSHKOVITS, P. 1969: The recent mammals of the neotropical region: a zoogeographic and ecological review. – Quart. Rev. Biol. **44:** 1–70

— — 1977: Living New World Monkeys (Platyrrhini). I. – Univ. Chicago Press, Chicago, London.

KEAST, A. 1969: Evolution of mammals on southern continents VII: Comparisons of contemporary mammalian faunas of the southern continents. – Quart. Rev. Biol. **44:** 121–167

MACARTHUR, R. H. 1969: Patterns of communities in the tropics. – In: LOWE-MCCONNELL (ed.) Speciation in tropical environments. – Biol. J. Linnean Soc. London **1:** 19–30

— — 1972: Geographical Ecology. – Harper & Row, London

— — & E. O. WILSON 1967: Island Biogeography. Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.

PILLERI, G. & M. GHIR 1977: Observations on the Bolivian *(Inia boliviensis* d'Orbigny, 1834) and the Amazonian Bufeo *(Inia geoffrensis* de Blainville, 1817) with Description of a New Subspecies *(Inia geoffrensis humboldtiana).* – Investigations on Cetacea **8:** 11–76

RAHM, U. 1972: Zur Verbreitung und Ökologie der Säugetiere des Afrikanischen Regenwaldes. – Acta trop. **29:** 452–473

REICHHOLF, J. 1975: Biogeographie und Ökologie der Wasservögel im subtropisch-tropischen Südamerika. – Anz. orn. Ges. Bayern **14:** 1–69

— — 1976: Die quantitative Bedeutung der Wasservögel für das Ökosystem eines Innstausees. – Verh. Ges. Ökol. Wien **1975:** 247–254

REISS, F. 1973: Zur Hydrographie und Makrobenthosfauna tropischer Lagunen in den Savannen des Território de Roraima, Nordbrasilien. Amazoniana **4:** 367–378

— — 1976: Charakterisierung zentralamazonischer Seen aufgrund ihrer Makrobenthosfauna. – Amazoniana **6:** 123–134

REMMERT, H. 1973: Über die Bedeutung warmblütiger Pflanzenfresser für den Energiefluß in terrestrischen Ökosystemen. – J. Orn. **114:** 227–249

ROBERTS, T. R. 1973: Ecology of fishes in the Amazon and Congo basins. – In: MEGGERS et al.: Tropical forest ecosystems on Africa and South America: A comparative review. – p. 239–254. Smithsonian, Washington, D. C.

SIMPSON, G. G. 1981: Splendid Isolation. – Univ. Chicago Press, Chicago und London.

THENIUS, E. 1968: Tapire. – In: GRZIMEKS TIERLEBEN. Bd. **8:** 17–33. Piper Verl., München.

VAN ZYLL DE JONG, C. G. 1972: A Systematic Review of the Nearctic and Neotropical River Otters (Genus *Lutra,* Mustelidae, Carnivora). – Life Sci. Contr. R. Ont. Mus. **80:** 1–104

Anschrift des Verfassers:
Dr. Josef Reichholf, Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1B, D-8000 München 19

SPIXIANA	Supplement 9	179–196	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Amazonien – Entwicklung wohin?[1])

Zur Problematik regionaler Entwicklungsstrategien und räumlicher Erschließungsprozesse

Von **Gerd Kohlhepp**

Geographisches Institut der Universität, Tübingen

In den letzten beiden Jahrzehnten sind nicht nur die Kernräume der im Weltwirtschaftssystem peripheren Länder der sog. Dritten Welt verstärkt in den Einflußbereich außengesteuerter wirtschaftlicher Interessen geraten, sondern auch deren Peripherie.

Die auf direktem und indirektem Wege betriebene Politik der weltweiten Prospektion und Sicherung von Rohstoffreserven durch die Industrienationen und die Versuche zur Erweiterung der Ernährungsbasis und zum Abbau des Bevölkerungsdrucks durch Binnenkolonisation, d. h. Vergrößerung der landwirtschaftlichen Nutzfläche mittels Neulanderschließung, zeigen die exogenen und endogenen Zielsetzungen.

Auf Südamerika bezogen bedeutet dies, daß die isolierten, noch fast völlig unerschlossenen Räume im Innern des Kontinents – und damit das regenwaldbestandene Amazonasgebiet – in immer stärkerem Maße die Aufmerksamkeit in- und ausländischer Interessenten auf sich zogen und damit die Regierungen der betroffenen Länder vor für die zukünftige Entwicklung bedeutende regionalpolitische Entscheidungen stellten.

Unterschiedliche politisch-ökonomische Kräftekonstellationen und Abhängigkeitsverhältnisse führen dabei vielfach zu Interessenkonflikten bei der Festsetzung von Zielen und Prioritäten bei der sektoralen Entwicklungsplanung und vor allem auch bei der Raumplanung, für die wiederum nur selten integrierte Planungskonzepte vorliegen.[2]) Dies gilt in besonderem Maße für das Amazonasgebiet, an dessen 7,8 Mill. qkm (Einzugsgebiet des Stromsystems) in der Rangfolge ihrer Flächenanteile Brasilien, Bolivien, Peru, Kolumbien, Ecuador, Venezuela, Guyana, Suriname und Französisch-Guayana Anteil haben. Dabei umfaßt der brasilianische Teil allein zwei Drittel der gesamten Region. Der Flächenanteil des Amazonasgebietes am jeweiligen nationalen Territorium schwankt zwischen fast dem gesamten Staatsgebiet bei den Guayanas und 20% bei Venezuela und liegt bei Brasilien, Bolivien, Peru und Ecuador z. T. weit über 50%.

Vor allem in Brasilien wurde die fehlende Erschließung und siedlungs- und wirtschaftsräumliche Integration Amazoniens sowie der Mangel an geeigneten Raumplanungskonzepten für diese Region seit Anfang der 1940er Jahre immer stärker als wirtschaftlicher und politischer Fehler angesehen. Der berühmte „Discurso do Rio Amazonas" des brasilianischen Staatspräsidenten Getúlio Vargas in Manaus 1940, der in der wirtschaftlichen Entwicklung des Amazonasgebietes eine nationale Aufgabe sah, führte nach der dem Kautschukboom folgenden Phase der Lethargie zu einer neuen „Aufbruchstimmung", die aber aus finanziellen und organisatorischen Gründen in der Amazonas-Region nicht umgesetzt werden konnte.

Als Juscelino Kubitschek de Oliveira im Jahre 1960 seine Amtszeit als Staatspräsident mit der Einweihung der neuen Hauptstadt Brasília krönte, war damit nicht nur Artikel 3 der brasilianischen Verfassung von 1891 erfüllt, sondern die Verlegung des Regierungssitzes ins Landesinnere war Teil einer Raumplanungsstrategie für die Entwicklung Zentralbrasiliens, die in Brasília einen Entwicklungspol mit Ausstrahlungseffekt auf das „Interior" sah.[3])

In den letzten 20 Jahren wurde immer wieder darauf hingewiesen, daß gerade Brasilien als ein in einem schnellen Industrialisierungsprozeß befindliches „Schwellenland" es sich nicht leisten könne, mit Amazonien fast 60% seines Territoriums[4]) ohne systematische Ausbeutung seiner mineralischen und pflanzlichen Rohstoffreserven zu belassen.

Zum andern wurde der nur sehr dünn besiedelte Binnenraum mit seinem kaum kontrollierbaren Zugang über die Wasserstraße des Rio Amazonas infolge der Gefahr ausländischer Einflußnahme als politisches Sicherheitsrisiko angesehen und die Gefahr einer „Internationalisierung" heraufbeschworen.[5])

Historische Hintergründe des brasilianischen „Amazonas-Syndroms"

Die Chronologie von Interessenkonflikten um und in Amazonien zeigt in ihren geopolitischen Beziehungsebenen eine Dreistufung: den heutigen interregionalen und intraregionalen Konflikten gingen internationale Auseinandersetzungen voraus, die bereits die portugiesische Kolonie Brasilien betrafen.[6])

Die kaiserliche brasilianische Regierung widersetzte sich dann bis 1867 dem Druck der USA und Englands, den Amazonas und seine schiffbaren Nebenflüsse der internationalen Handelsschiffahrt zu öffnen.[7])

Gleichzeitig war Brasilien mit Territorialansprüchen seiner Nachbarn konfrontiert.[8]) Erst Anfang dieses Jahrhunderts wurden die Grenzkonflikte mit Frankreich (1900; Frz. Guayana/Terr. Amapá), Bolivien (1903; um Acre), Großbritannien (1904; Britisch-Guayana/Terr. Roraima[9])), Ecuador (1904), Venezuela (1905) und Kolumbien (1907) bereinigt. Dank der geschickten Außenpolitik des Barons von Rio Branco gelang der brasilianischen Regierung mit dem im Vertrag von Petrópolis besiegelten Erwerb von Acre, das dem „Bolivian Syndicate", einer Interessenvertretung nordamerikanischer und britischer Handelsinteressen, entwunden wurde, ein äußerst wichtiger Schritt zur Arrondierung ihres Amazonasgebiets und zu dessen wirtschaftlicher Ausbeutung. Acre bildete eines der Hauptgebiete der Kautschuk-Sammelwirtschaft, die um die Jahrhunderwende in den tropischen Regenwäldern Amazoniens ihrem Höhepunkt zustrebte, die erste große Binnenwanderung (Nordestinos als Kautschukzapfer) in Brasilien auslöste und für die Handelshäuser in Manaus und Belém größte Gewinne brachte.[10])

Das brasilianische Kautschuk-Monopol auf den Märkten Europas und der USA brach 1914 unvermittelt zusammen, als englische Kautschuk-Plantagen in Malaya, die mit aus Amazonien geschmuggelten Samen von *Hevea brasiliensis* entstanden waren, aufgrund ihrer hohen und qualitativ homogenen Produktion die Versorgung des Weltmarktes an sich rissen.

Dieser im brasilianischen Nationalbewußtsein schmerzlich registrierte wirtschaftliche Zusammenbruch des ersten bedeutenden Extraktionszyklus in Amazonien gab den Verfechtern eines rigorosen Abschlusses Amazoniens gegenüber ausländischen Einmischungen starken Auftrieb.[11])

Nach dem 2. Weltkrieg wurde in Brasilien ein gesteigertes ausländisches Interesse an Amazonien registriert, das bei einigen Ereignissen heftige Abwehrreaktionen auf brasilianischer Seite hervorrief. Es seien hier nur folgende Beispiele genannt:

1. Der Vorschlag der UNO im Jahre 1948, in Manaus ein internationales Hylaea-Institut zur Erforschung des tropischen Regenwaldes zu gründen.
2. Die Wiederaufnahme der Diskussion über die Möglichkeiten des Abbaus des Bevölkerungsdrucks der Entwicklungsländer Asiens durch Besiedlung der großen „Leerräume" der Erde.[12])
3. Realitätsferne und in Brasilien z. T. künstlich aufgezäumte „Ideen" der Nutzung Amazoniens als Lebensraum nach einem Atomkrieg auf der Nordhalbkugel sowie als Siedlungsgebiet für die farbige US-Bevölkerung erschienen immer wieder in der Presse als faktische „Bedrohung" des nationalen Territoriums.
4. Eine Projektstudie des unter der Leitung von Hermann Kahn stehenden amerikanischen Hudson-Instituts, die zur Entwicklung der Binnenschiffahrt Überlegungen zur Verbindung von Amazonas-

und La Plata-Becken durch Anlage riesiger Stauseen anstellte, die gleichzeitig auch der Energiegewinnung dienen sollten.[13])

Brasilien sah sich durch all diese Vorschläge nicht nur zur strikten Zurückweisung dieser ausländischen Initiativen veranlaßt, sondern kam selbst immer mehr in Zugzwang, seine Eigeninteressen durch eine großangelegte Konzeption regionaler Entwicklungsplanung im Amazonasgebiet zu dokumentieren.

Regionale Entwicklungsstrategien für die Peripherie im Wandel agrarpolitischer Prioritäten

Zwei Ereignisse haben die Entwicklung entscheidend beeinflußt:

- Die Erschließungspolitik Perus und Boliviens, die mit dem Projekt der Carretera Marginal de la Selva am östlichen Andenfuß eine Nord-Süd-Straßenverbindung von Venezuela bis Argentinien unter Umgehung Brasiliens planten. Brasilien kam dadurch in zusätzlichen Konkurrenzdruck und wollte zur Untermauerung seiner Position als regionale Führungsmacht eigene Alternativen für ein intrakontinentales Fernstraßennetz vorlegen.
- Das zweite Ereignis, das zum Auslöser der Erschließung Amazoniens wurde, hatte einen brisanten innenpolitischen Hintergrund. Durch politische Unruhen in den Städten, Entführungen und Anschläge wurde die Situation 1970 in Brasilien so angespannt, daß die seit 1964 im Amt befindliche Militärregierung die Versprechungen zur Durchführung einer Agrarreform nicht einlösen konnte, um die Großgrundbesitzer, eine der stärksten Stützen des Regimes, nicht zu verunsichern. Die daraufhin entstandene Unzufriedenheit in der ländlichen Bevölkerung, die v. a. im Nordosten zu immer stärkeren sozialen Spannungen führte, wurde durch eine Dürrekatastrophe im Sertão so stark gesteigert, daß ein Wiederaufleben der ehemals unter Julião aktiven „ligas camponesas" befürchtet wurde.

Die Regierung entschied sich unter diesem Druck zu einer ad-hoc-Lösung: Unter dem Slogan „Kolonisation als Instrument der Agrarreform"[14]) wurde die Verteilung von Neuland in Amazonien an landlose Kleinpächter, Land- und Wanderarbeiter vorgenommen, um damit von der Überfälligkeit der Reformmaßnahmen in den altbesiedelten Gebieten abzulenken.

Das Regionalentwicklungsprogramm für Amazonien stützte sich auf die 1966 von der Militärregierung zur Reorganisation der Planungsaktivitäten[15]) im Amazonasgebiet in Belém gegründete regionale Planungsbehörde SUDAM (Superintendência do Desenvolvimento da Amazônia), der die Planung, Koordination und Kontrolle der Entwicklung in der Planungsregion „Amazônia Legal" untersteht.[16])

Dazu wurde im Juni 1970 von Staatspräsident Garrastazú Médici das sog. „Programm der Nationalen Integration" nach kürzester Organisationszeit installiert, das unter der Leitung des Instituto Nacional de Colonização e Reforma Agrária (INCRA) für Amazonien ein umfangreiches staatlich gelenktes Agrarkolonisationsprogramm und die Umsiedlung von 1 Million Familien v. a. aus Ceará, Pernambuco, Paraíba und Rio Grande do Norte[17]) zum Ziel hatte. Die staatlichen Initiativen sahen zunächst die Verkehrserschließung des Amazonasgebietes vor.

Im Rahmen dieser auf dem Konzept der Entwicklungsachsen basierenden Raumplanung wurde 1970 mit dem Bau der Transamazônica und der Cuiabá-Santarémstraße begonnen, zweier Straßenachsen, die – und das zeigt die überstürzte Festlegung der Erschließungsziele – 1976 noch überhaupt nicht, bzw. nicht vorrangig vorgesehen waren.

Die Transamazônica sollte einmal als Leitlinie für die Binnenwanderung aus dem Nordosten dienen,[18]) zum andern einen bandförmigen wirtschaftlichen Aktivraum unabhängig vom Flußnetz entstehen lassen. In ausgedehnten Informationskampagnen in den öffentlichen Medien suchte die Regierung die Bevölkerung für ihre Erschließungspolitik zu begeistern und damit die auch von Abgeordneten und Gouverneuren (v. a. aus Paraíba und Pernambuco) geäußerte Kritik, besonders aufgrund des Abzugs von Steuermitteln vom Nordosten nach Amazonien, abzuschwächen.

Das angestrebte Projekt einer Massenkolonisation in Amazonien setzte sich zudem über die bereits bekannten ökologischen Erkenntnisse hinweg, daß die Biomasse tropischer Regenwälder nicht mit

Bodenfruchtbarkeit gleichzusetzen ist, daß das äußerst differenzierte und labile „Ökosystem tropischer Regenwald" in einem von der Bodenqualität weitgehend unabhängigen Stoffkreislauf lebt und eine Unterbrechung dieses Kreislaufs schwerwiegende Folgeschäden nach sich zieht.[19]) Die 1970/71 geschaffenen gesetzlichen Grundlagen für die Agrarkolonisation sahen in Amazonien die Reservierung von 200 km breiten Korridoren entlang aller Fernstraßen vor, um diese Zonen der Landspekulation zu entziehen.

Bereits in der Anfangsphase mußte jedoch aufgrund der zu geringen Bodenqualität eine Konzentration der Landvergabe und Ansiedlung auf ausgewählte Streckenabschnitte der Transamazônica erfolgen. In einem 64000 qkm großen Gebiet zwischen Rio Xingú und Rio Tapajós wurden die staatlichen Pilotprojekte durchgeführt.[20]) (Fig. 1).

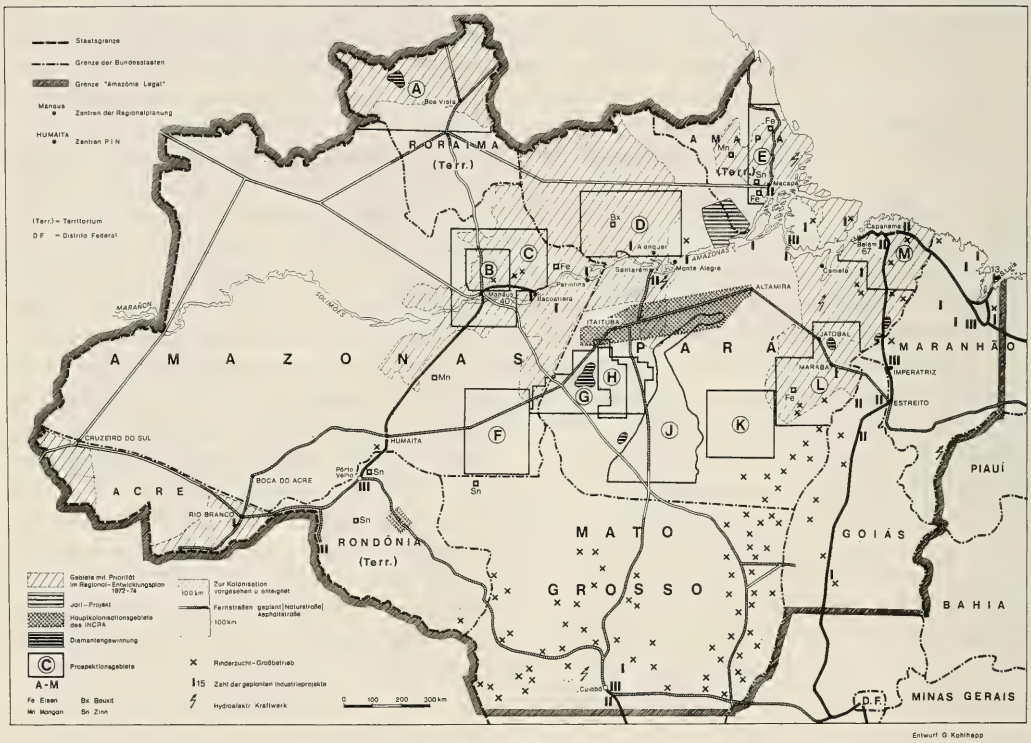


Fig. 1: Räumliche Ordnung der staatlichen und privaten Entwicklungsprojekte im brasilianischen Amazonien. – (Quelle: G. KOHLHEPP, Erschließung und wirtschaftliche Inwertsetzung Amazoniens, in: Geogr. Rundschau 30/1 1978, 7)

Bereits 1973 war abzusehen, daß die Zahl der offiziell angesiedelten Kolonisten bei weitem nicht die Zielsetzungen erreichte. Obwohl die ursprünglich vorgesehene Zahl der Umsiedler auf 10%, d. h. 100000 Familien reduziert wurde, konnten nur etwa 7,5% der geplanten Zahl an der Transamazônica angesiedelt werden, davon weniger als ein Drittel aus dem eigentlichen Problemgebiet des Nordostens. Zudem machte sich eine immer stärkere Abwanderung von Siedlern bemerkbar, die in einigen Gebieten bis 37% erreichte und das geplante Netz von zentralen Orten schon im Ansatz scheitern ließ.[21])

Als Hauptgründe für den bereits nach kurzer Zeit offensichtlichen Mißerfolg der Agrarkolonisation können angeführt werden:

Das vorauszusehende Scheitern des Auswahlprinzips der Siedler, Landvermessung ohne Geländekenntnis, auch in den Prioritätsgebieten nur geringe landwirtschaftliche Eignung der Böden und

schneller Ertragsabfall[22]), ungeeignetes Saatgut und dadurch verursachte Mißernten, unrealistische Landnutzungsmodelle, zu optimistische Ernteprognosen, auf denen die Rückzahlungsquoten der Regierungskredite beruhten, mangelnde Beratung, fehlende genossenschaftliche Organisation und damit mangelnde Vermarktungsmöglichkeiten für die erzeugten Grundnahrungsmittel (Bergreis, Mais, Bohnen), Tropenkrankheiten (v. a. Malaria) und schlechte medizinische Versorgung sowie unkontrollierbare spontane Zuwanderung, die Besitzstreitigkeiten hervorrief.

Nach Einstellung der gelenkten Umsiedlungsaktion werden heute an der Transamazônica nur noch spontane Zuwanderer ohne jegliche staatliche Vorleistungen angesiedelt.

Dafür wurden im südwestlichen Amazonien, in Rondônia, neue, ebenfalls vom staatlichen Instituto Nacional de Colonização e Reforma Agrária (INCRA) geleitete Kolonisationsprojekte begonnen. Diese basieren auf günstigeren Bodenbedingungen und werden von Siedlern aus Südost- und Südbrasilien, die mit etwas Kapital ausgestattet sind und sich v. a. im Anbau von Dauerkulturen (Kakao) versuchen, getragen. Bis Ende 1980 wurden dort 27000 Familien, v. a. aus dem Südosten, angesiedelt.[23])

Für den Zeitraum 1975 bis 1979 entfielen von den in Amazonien geplanten Investitionen für die Landwirtschaft nur noch knapp 13% auf die Agrarkolonisation, während 74% auf die Rinderzucht konzentriert wurden.[24])

Nachdem zunächst die staatlich gelenkte kleinbäuerliche Agrarkolonisation mit betont sozialer Zielsetzung als Grundlage der offiziellen Entwicklungsstrategie für das Amazonasgebiet verkündet wurde, ist seit 1974 eine Verlagerung auf den Privatsektor mit steuerbegünstigten Großprojekten auf rein ökonomischer Basis erfolgt. Die Devise „Amazonien mit Nordestinos zu besiedeln" (Médici 1970) ist der Auffassung gewichen, daß der landwirtschaftliche Erfolg nur auf unternehmerischer Basis erzielt werden könne und daß „es sinnlos sein würde, die Ländereien Amazoniens denen zu überlassen, die weder technisch noch finanziell in der Lage sind, sie zu explorieren".[25])

Nachdem in Brasilien selbst der Vorwurf erhoben wurde, die Agrarkolonisation hätte nur temporär eine Alibifunktion bei der Raumerschließung Amazoniens übernommen, kommt es nun zwangsläufig zur räumlichen Projektion des „brasilianischen Entwicklungsmodells" auf Amazonien[26]) in Form konzentrierter privatwirtschaftlicher Aktivitäten des Agrobusiness, von Bergbauunternehmen und Industriefirmen.[27])

Diese Projekte unterliegen zwar einem Genehmigungsverfahren der regionalen Planungsbehörde SUDAM, besitzen jedoch – wie die Praxis zeigt – einen beachtlichen Aktionsspielraum.

Der Wechsel der agrarpolitischen Prioritäten hat seit 1974 vor allem die Anlage großer Rinderweidewirtschaftsprojekte im tropischen Regenwald begünstigt. Großgrundbesitzer und Landspekulanten hatten wegen der Projekte der staatlichen Agrarkolonisation von Anfang an starken Druck auf die mit der Durchführung betrauten Regierungsorgane ausgeübt, zumal aufgrund der gesetzlich vorgesehenen kleinbäuerlichen Nutzung der straßennahen Landkorridore die bereits vor 1971 erworbenen Besitztitel, v. a. der großen Viehzuchtbetriebe, in Frage gestellt wurden und sich starke Interessenkonflikte an der Pioniergrenze abzeichneten.

Seit Mitte der 60er Jahre hatte sich das Interesse der Rinderzüchter zunehmend auf die südlichen Randgebiete der amazonischen Regenwälder verlagert. Mit den neu erbauten Straßen boten sich nun Möglichkeiten, die Rodungsweiden zu expandieren, auf denen höhere Bestockungsdichten als auf den Feuchtsavannen Zentralbrasiliens zu erzielen sind.

Wirtschaftliche Interessengruppen sicherten sich unter Nutzung der geringen Landpreise Großgrundbesitz. Von größerer Bedeutung war dabei die Möglichkeit der Nutzung sehr erheblicher Körperschaftssteuer-Ermäßigung (bis 50%) als Investitionskapital in der von der Planungsbehörde SUDAM verwalteten Planungsregion „Amazônia Legal".

Banken und Versicherungskonzerne, Immobilienfirmen, Bergbau-, Transport- und Bauunternehmen sowie Handelsketten und v. a. zahlreiche Industriekonzerne unterschiedlichster Branchen, brasilianischer, ausländischer und multinationaler Herkunft investierten in die Anlage von Rinderfarmen im Übergangswald zwischen Feuchtsavannen und Regenwald und im tropischen Regenwald. Wirt-

schaftsziele sind Zucht, Aufzucht und Mast sowie an einigen zentralen Orten im Zuchtgebiet die angegliederte Fleischverarbeitung.

Die günstige Ausgangssituation der Rinderhaltung in Amazonien durch das Fehlen der von der Tsetse-Fliege übertragenen Nagana-Seuche, die im tropischen Afrika die Rinderzucht verhindert, und die Hoffnung auf die Übernahme der Weltmarkt-Versorgungsfunktion Argentiniens und Uruguays ließen einen Boom entstehen, der der Planungsbehörde bald aus den Händen glitt.

Die Betriebsgrößen der Viehfazendas schwanken zwischen 10000 und mehreren Hunderttausend Hektar. Von der knapp 8 Mill. ha betragenden Fläche (ca. $^1/_3$ der Fläche der Bundesrepublik Deutschland) der 377 bis August 1982 registrierten Betriebe entfallen fast zwei Drittel auf Mato Grosso (s. Fig. 2).

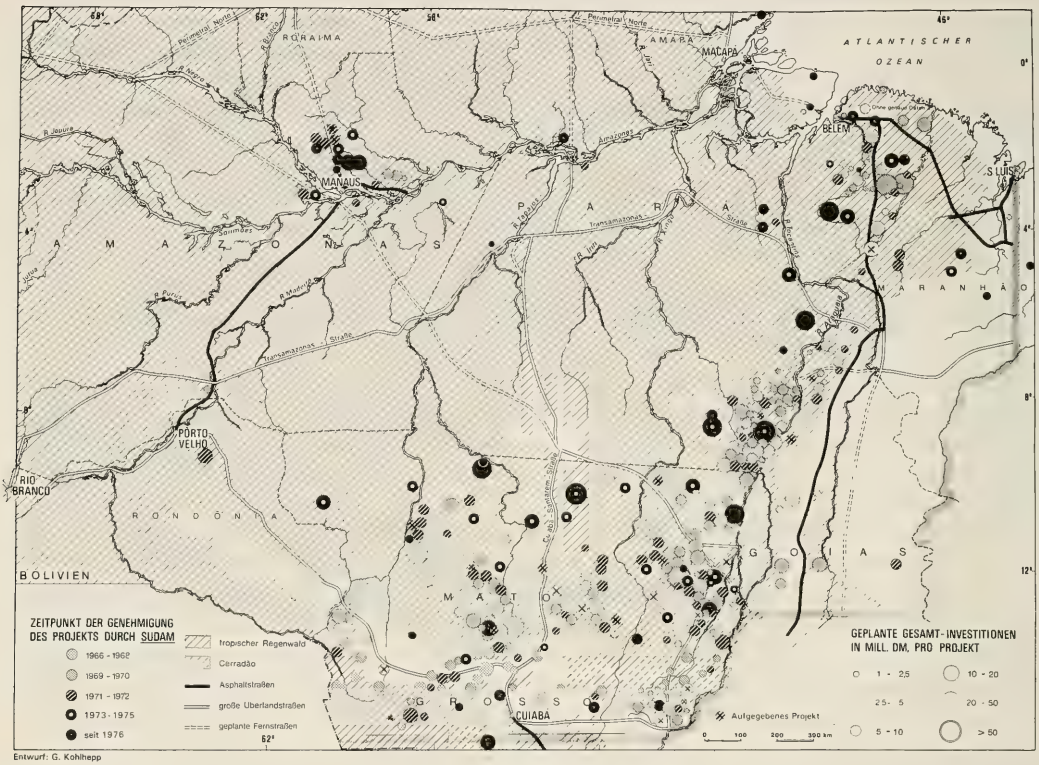


Fig. 2: Entwicklung der Rinderweidewirtschaft in Amazonien. – (Quelle: eigene Erhebungen, Stand Oktober 1980)

Außer den Großfirmen, deren Investitionskapital durchschnittlich zu über 55% aus Steuermitteln besteht und deren Projektanträge von SUDAM akzeptiert wurden, arbeiten mehrere Hundert Rinderfarmen auf viel stärker spekulativer Basis ohne Nutzung dieser Mittel und damit auch ohne Auflagen (50%-Klausel bei Rodung).

Bis heute dürften der wirtschaftlichen Tätigkeit im Amazonasgebiet bereits über 110000 qkm Regenwald zum Opfer gefallen sein.[28]) Ein Mehrfaches dieser Fläche befindet sich bereits im Besitz von Rinderfarmen und Firmen der holzverarbeitenden Industrie.

Die Landspekulation wirft erhebliche Probleme auf. Die Seriosität einer Reihe von Betrieben, die nur auf eine Wertsteigerung ihrer Ländereien durch Infrastrukturentwicklungen in der Umgebung set-

zen, oder für Amazonien angekündigte Investitionen wieder zum Stammsitz des Unternehmens zurückfließen lassen, muß in Frage gestellt werden. Andererseits gibt es hervorragend geführte Betriebe (z. B. VW-Fazenda), die ihren Verpflichtungen nachkommen und mit großem technischen Aufwand (auch Düngung der Weiden!) langfristige wirtschaftliche Erfolge erzielen wollen.

Die großflächigen Waldrodungen der Viehzuchtbetriebe zeigen die ökologische Problematik der auf diesem Wege erfolgten wirtschaftlichen Inwertsetzung der amazonischen Regenwälder. Als Konsequenz der Raubbau-Mentalität einer Anzahl von Großbetrieben muß eine Versteppung befürchtet werden.[29]) Der Handlungsspielraum von Subunternehmern, die im Anlegen von Rodungsweiden und in der Rinderzucht Erfahrung besitzen und an einer schnellen Sicherung ihrer Jungtieranteile in der Anfangsphase interessiert sind, könnte mittel- und langfristige Planungen der i. a. branchenunerfahrenen Investoren ungünstig beeinflussen und Folgeschäden durch Überweidung bewirken. Der Absentismus erlaubt nur bedingt eine geregelte Kontrolle der Auftragsarbeiten.

Die hohen Kapitalinvestitionen der Viehwirtschaft haben jedoch nicht zu einer Alternativlösung für den Arbeitsmarkt geführt. Es wurden weniger als 21 000 Arbeitsplätze von den Rinderfarmen geschaffen (s. Tab. 1). Pro 235 ha Weidefläche wird nur eine Arbeitskraft benötigt.

Erst die Problematik der Fleisch-Weltmarktsituation und die Exportschwierigkeiten Brasiliens auf diesem Sektor infolge des Fleischimport-Stopps der EG haben in den letzten drei Jahren die Zunahmerate der Rinderzuchtbetriebe verringert. Bis heute wird größtenteils der heimische Markt versorgt.

Insgesamt entfallen bisher auf die Rinderweidewirtschaft 28,8% der geplanten Investitionen und 18% der zu schaffenden Arbeitsplätze, auf Industrie und Bergbau 59,5% bzw. 66%. Der tertiäre Sektor ist von geringerer Bedeutung. Bei einer im privatwirtschaftlichen Sektor geplanten Investitionssumme von ca. 1,2 Mrd. US-$, die zu rund 44% aus Steuerreduktionen entstammen, sollen durch die bis August 1982 bewilligten Projekte insgesamt 112 000 neue Arbeitsplätze geschaffen werden (s. Tab. 1).

Tab.1: Privatwirtschaftliche Entwicklungsprojekte im brasilianischen Amazonasgebiet (Stand: August 1982)

Wirtschaftssektoren	Anzahl der Projekte (von SUDAM genehmigt)	geplante Investitionen[1)] in Mio US-$	in %	Anteil der Steuermittel in %	Voraussichtliche Zahl an Arbeitsplätzen absolut	in %
Viehwirtschaft	377	335,1	28,8	55,5	20 459	18,2
Industrie, Bergbau[2)]	253	691,8	59,5	43,0	74 027	66,0
Tertiärer Sektor	28	136,2	11,7	40,1	17 631	15,8
Total	658	1.163,1	100,0	43,6	112 117	100,0

1) Umrechnungskurs (August 1982): 189 Cruz = 1 US-$

2) incl. Agroindustrie und Spezialprojekte

Quelle: Eigene Berechnungen nach SUDAM, August 1982: Controle Estatistico dos Incentivos Fiscais. Belém. Tab. XVI

In Amazonien hat sich die brasilianische Agrarpolitik unglaubwürdig gemacht.[30])

Nimmt man an, daß die Regierung 1970 – trotz aller Bedenken der Wissenschaftler hinsichtlich der ökologischen Konsequenzen – die kleinbäuerliche Massenkolonisation in Amazonien als realisierbar und damit als Lösung für den Abbau des Bevölkerungsdrucks im Nordosten und als Ersatz für die notwendige Landreform ansah, so wirkte die „neue" Agrarpolitik seit 1974 wie ein Schock und diskreditierte die früheren Aussagen.

Fig. 3: Entwicklungspole und regionale Prioritätsbereiche im 2. Entwicklungsplan für das brasilianische Amazonasgebiet. – (Quelle: s. Fig. 1)

Der Vorstoß der kleinbäuerlichen „fronteira", der Siedlungsgrenze, wurde von der viehwirtschaftlichen „fronteira" überrollt.[31])

Die Tatsache, daß in Amazonien die versprochene Landvergabe großen Stils an Kleinbauern gestoppt und die staatlichen Subventionen bei der Neuansiedlung gestrichen wurden, und Amazonien damit nicht länger Ziel der arbeitslosen ländlichen Bevölkerung sein kann, hat zu erheblichen Problemen in den Pionierzonen geführt.

Die aktuelle Situation der Ausweglosigkeit für die Kleinbauern in Amazonien und die zunehmenden Interessenkonflikte[32]) zwischen Großgrundbesitzern, Kolonisten, Posseiros, Pächtern, Teilpächtern, der spontanen Siedlerbewegung und – nicht zuletzt – Indianern[33]), denen laut Verfassung das von ihnen bewohnte Land gehört, führten zum Aufstau sozialer Spannungen. Im brasilianischen Amazonasgebiet konnten 21 Regionen bestimmt werden, in denen sich z. Z. gewaltsame Zusammenstöße abspielen.[34])

Polamazônia-Programm und Investitionsboom im brasilianischen Amazonien

Seit 1975 wird in Amazonien nicht mehr das Konzept der Entwicklungsachsen, sondern als neue Strategie regionaler Entwicklungsplanung die Konzeption der sog. Entwicklungspole propagiert, mit der Absicht, die interregionalen Unterschiede wirtschaftlicher Entwicklung abzubauen. War die Einrichtung der Freihandelszone in und um Manaus 1967 bereits ein erster Ansatz, so basieren die im Zweiten Entwicklungsplan genannten[35]), nur relativ oberflächlich skizzierten Entwicklungspole auf zwei oder drei sektoralen Schwerpunkten: den Ressourcen mineralischer Rohstoffe, agrar- bzw. viehwirtschaftlicher Landnutzung oder auf agroindustriellen Möglichkeiten in 15 ausgewählten Regionen. Die Prioritätsbereiche regionaler Entwicklung sind in dem sog. Polamazônia-Programm[36]) genannt (s. Fig. 3). Für jedes dieser Gebiete sollte ein integrierter Entwicklungsplan erstellt werden, in dem die Lokalisation von Entwicklungspolen und die endgültige Abgrenzung der Prioritätsbereiche festgelegt wird. Dies ist jedoch erst in Ansätzen geschehen.[36a])

Unter Einsatz hoher Summen ausländischen Kapitals wird heute der Bergbau, d. h. die Erschliessung bereits bekannter Erzlagerstätten und die weitere geologische Prospektion gefördert.[37]) Für große Areale werden an in- und ausländische Unternehmen Prospektionslizenzen vergeben, und es entstanden joint ventures mit brasilianischen Firmen.

Neben dem seit 20 Jahren betriebenen Manganerzbergbau in Amapá und den Kassiteritvorkommen in Rondônia[38]), steht heute die Serra dos Carajás in Südost-Pará im Vordergrund[39]), wo außer den größten Eisenerzvorkommen der westlichen Welt (18 Mrd. t) bedeutende Mangan-, Nickel-, Bauxit- und Kupfervorkommen festgestellt wurden. Der Bau einer Erzbahn zum Atlantik (Ponta da Madeira) wird der erste Schritt des Großprojekts Carajás sein, ein Schwerindustriezentrum bei Marabá ist im Gespräch. Der Gesamtkostenaufwand binnen 10 Jahren wird auf 30 Mrd. US-Dollar beziffert.[40])

Riesige Bauxitvorkommen u. a. am Rio Trombetas werden bereits abgebaut und sind die Rohstoffgrundlage für zwei große bei Belém entstehende Aluminiumhütten. Die Energieversorgung wird durch das Tucuruí-Projekt, ein hydroelektrisches Großkraftwerk am Rio Tocantins (1. Phase: 3900 MW), gesichert.[41])

Dagegen wurden die Erdölbohrungen der Petrobras trotz Risikoverträgen auch im off-shore-Bereich des Amazonas-Mündungsgebietes bisher nicht fündig.

Bei der Industrieentwicklung in Amazonien wird heute versucht, unter Ausnutzung spezifischer Standortvorteile eine Diversifizierung der Branchenstruktur herbeizuführen. Die Entwicklungen konzentrieren sich mit wenigen Ausnahmen auf die regionalen Hauptstädte Belém, Manaus, São Luís, Cuiabá. Die umfangreichen Aktivitäten der SUFRAMA in der Zona Franca von Manaus[42]) haben v. a. zu Investitionen aus Japan, USA und Großbritannien geführt. Die Elektro- und Elektronik-Industrie (u. a. Farbfernsehgeräte, Videokassetten, Taschenrechner, Uhren!) dominieren aufgrund des zollfreien Imports ausländischer Halbfertigprodukte[43]) und sind stark exportorientiert. Der Grad der Abhängigkeit hat sich infolge der starken Abkehr von der Aufbereitung und Verarbeitung regionaler Rohstoffe (Kautschuk, Jute) erhöht.

Im inzwischen in brasilianische Hände übergegangenen Jarí-Projekt des amerikanischen Tankermagnaten Ludwig wurden zwei in Japan erbaute, schwimmende Zellulosefabriken eingesetzt.

Von den geplanten Hüttenwerken im Projeto Carajás ganz abgesehen, steht der größte Kapitalzustrom für Industrieprojekte in Amazonien jedoch noch bevor, wenn die für die nächsten Jahre geplante Errichtung eines großen Stahlwerks bei São Luís, der Aluminiumhütten bei Belém und einer Reihe großer Betriebe der holzverarbeitenden Industrie (Holzfaserplatten, Zellulose) sowie Fleischverarbeitung realisiert wird.

Für die Industrialisierung Amazoniens gilt es, eine dauerhafte Standortbasis zu schaffen, aber auch die Mobiliät zahlreicher umweltverschmutzender Betriebe dorthin zu bremsen. Annoncen von Bundesstaaten („Laßt Eure Umweltverschmutzung in Amazonien"), die Industrieansiedlung ohne jede Auflagen anbieten, sind gefährliche Vorboten solcher Art von sog. „Entwicklungspolitik".

Wenn auch die private Investitionstätigkeit in Amazonien von staatlicher Seite stark gefördert wird und der Handlungsspielraum der Privatwirtschaft trotz vom Staat festgelegter Rahmenbedingungen sehr groß ist, so wird heute doch die isolierte und fast unkontrollierte Entwicklung von Enklaven verhindert, wie sie in klassischer Weise im Jarí-Projekt existierte. Dieses 1967 initiierte Projekt umfaßte – je nach Auffassung über die Grenzziehung – max. 36000 qkm Land am Rio Jarí im Grenzgebiet von Pará und Amapá. Aus ökonomischer Sicht ist das kombinierte Industrie-, Bergbau, Land- und Forstwirtschafts-Projekt sicher eines der am besten geplanten und durchgeführten in Amazonien. Ludwig hatte 850 Mio US-$[44]) investiert (Zellulosefabrikation, Kaolinabbau, Naßreisanbau, Aufforstung mit Gmelina, Rinderzucht). Die anstehende administrative Eingliederung des Projekt-Bereichs in den Staat Pará beantwortete Ludwig mit der Forderung nach einem Beitrag der brasilianischen Regierung an den Infrastrukturkosten. Als das Projekt, das nach Ludwigs Tod an eine Krebs-Stiftung mit Sitz in der Schweiz übergehen sollte, stark in die Schlagzeilen geriet[45]) und die gegenseitigen Vorwürfe eskalierten, verkaufte Ludwig das Jarí-Projekt Anfang 1982 an eine brasilianische Unternehmergruppe.

Die brasilianische Entwicklungspolitik für Amazonien hat sich in der stark innen- und außenpolitisch motivierten „Operation Amazonien" Anfang der siebziger Jahre im auf der Straßenverkehrserschließung basierenden Konzept der Entwicklungsachsen und Wachstumskorridore und – letztlich mißglückten – Integrationsversuchen durch staatlich gelenkte kleinbäuerliche Neulanderschließung dokumentiert.

Die Verlagerung des Schwerpunkts der wirtschaftlichen Entwicklung auf privatwirtschaftliche Ebene seit 1973/74 hat zu einer verstärkten Abhängigkeit der Peripherie vom Zentrum im nationalen Bereich, aber auch im internationalen Rahmen geführt. Dabei sind regionalspezifische Wirtschaftsformen überprägt oder zerstört worden, ohne daß die neuen wirtschaftlichen Aktivitäten genügend Arbeitsplätze für die durch Binnenwanderung zusätzlich stark zunehmende Bevölkerung schaffen konnten. Die Planungstechnokraten in Brasília und Belém, die in Realität nur Wachstumsimpulse in den verschiedenen Wirtschaftssektoren in Amazonien zu konzentrieren suchten, haben die Entwicklungsziele dem auf wirtschaftliches Wachstum und Exportorientierung ausgerichteten brasilianischen Entwicklungsmodell angepaßt bzw. untergeordnet. Als Ergebnis „assoziativ-kapitalistischer Entwicklung"[46]) ist dieses Entwicklungsmodell wiederum strukturell von dem globalen Zentrum-Peripherie-System abhängig.

Die soziale Relevanz der Planung wurde zunehmend von nationalen und multinationalen rein ökonomischen Interessen verdrängt. Die für Amazonien zuständige Planungsbehörde SUDAM hat neben der Steuerung und Überprüfung privatwirtschaftlicher Projekte kein Konzept, geschweige denn eine Strategie integrierter Regionalplanung für Amazonien vorgelegt. Kompetenzschwierigkeiten und -überschneidungen mit der Superintendência do Desenvolvimento do Centro Oeste (SUDECO), die das südwestliche Amazonien abdecken soll, mit der für den Staat Amazonas zuständigen CODEAMA (Cia. de Desenvolvimento do Amazonas), mit INCRA, SUFRAMA (Freihandelszone Manaus), DNPM (Dep. Nacional de Produção Mineral), IBDF, FUNAI (Fundação Nacional do Indio), Bundesministerien und Bundesstaats-Regierungen erschweren die Koordination der Planziele. Wachstumsorientierten Volkswirtschaftlern stehen in der Planung nur sehr wenige Sozial- und Naturwissenschaftler planungsrelevanter Fachgebiete gegenüber. Der ökologischen Problematik der wirtschaftlichen Erschließung Amazoniens wurde offiziell nur vereinzelt Bedeutung zugemessen.[47])

Eine Gruppe hochspezialisierter, z. T. nur temporär in Amazonien verbleibender Fachleute, die die Interessen des Zentrums vertreten, hält als neue Elite die Schaltstellen besetzt.

Die zentrumorientierte wirtschaftliche „Inwertsetzung" der Peripherie, die die Ziele einer sozioökonomischen gleichgewichtigen Regionalentwicklung in Amazonien nicht erfüllen konnte, hat durch Extraktion statt Integration zur Verstärkung des interregionalen wirtschaftlichen Ungleichgewichts in Brasilien geführt.

Die jüngst propagierte Einrichtung von Entwicklungspolen und die – erhoffte – Konzentration der finanziellen Kräfte auf deren effiziente Infrastrukturausstattung kann als Gegengewicht zum zunehmenden Zentrum-Peripherie-Gefälle interpretiert werden. Der Diffusion von Innovationen im Rahmen regional polarisierter Entwicklung steht die regionale Sogwirkung von Entwicklungspolen gegenüber, die intraregionale Disparitäten in der Wirtschaftsentwicklung und damit neue soziale Spannungen in Amazonien hervorrufen könnte.

Die vorgefertigten Strukturen der Planungsbürokratie und deren diskussionslose Umsetzung in an „Gigantomanie" erinnernde Großprojekte wirft für die amazonische Peripherie immer stärker die mit der Frage „Entwicklung für wen?" verbundenen Überlegungen zur angepaßten Technologie für die Betroffenen auf. Die Teilnahme an den regionalpolitischen Entscheidungen in einem „development from below" wird für die regionale Bevölkerung zur Sicherung ihrer Grundbedürfnisse und Interessen in Zukunft von grundsätzlicher Bedeutung werden.[48])

Die Bemühungen Brasiliens zur wirtschaftlichen Inwertsetzung Amazoniens ähneln z. T. einem Krisenmanagement auf Kosten der Peripherie. Die sporadischen Versuche zur Raumplanung und Raumordnung in dieser Region setzen sich letztlich mit einer Sukzession verschiedener „frontier"-Typen und deren Auswirkungen auseinander.[49])

Räumliche Erschließungsprozesse im außerbrasilianischen Amazonien – im Schatten des „großen Bruders"?

Der Gesamtstellenwert Amazoniens für Brasilien muß vor dem Hintergrund der brasilianischen geopolitischen Überlegungen[50]) gesehen werden, deren panamazonische Ausrichtung sich in dem 1978 mit den Nachbarländern geschlossenen Amazonas-Pakt erfolgreich dokumentiert (s. S. 191).

Die brasilianischen Aktivitäten im Amazonasgebiet haben zweifellos auch in den **Nachbarländern** neue Impulse zur Raumplanung an der Peripherie erzeugt, deren Koordination auf internationaler Ebene in dieser Region für die Erschließung und wirtschaftliche Inwertsetzung, v. a. im Hinblick auf den wirtschaftlichen und politischen Stellenwert dieser Maßnahmen, von grundsätzlicher Bedeutung ist.

In diesen Ländern mit Anteil am Amazonasgebiet existieren keine bzw. keine vergleichbaren regionalen Entwicklungsstrategien wie in Brasilien.

Im Gegensatz zu Brasilien ist in Kolumbien, Peru, Ecuador, Bolivien und Venezuela bisher fast ausschließlich der Staat mit Kolonisationsimpulsen aktiv geworden.[51])

Aus den vierziger Jahren datieren erste staatliche Versuche einer Organisation der Agrarkolonisation, d. h. einer gelenkten Siedlungs- und landwirschaftlichen Entwicklung. Die Oriente-Provinzen sind jedoch erst sehr oberflächlich hinsichtlich ihres Agrarpotentials erfaßt, Prospektionen nach Bodenschätzen nur nach Erdöl durchgeführt.

Die Gründe für das späte Interesse der Andenländer an ihren Amazonasprovinzen sind vielgestaltig:

Traditionell wurde der Oriente jenseits des Steilabfalls der Kordilleren als Pufferzone gegen die Expansionstendenzen Brasiliens angesehen. In der Kolonialzeit übten einzelne Missionsorden eine Präsenzfunktion aus. Später wurden von einzelnen selbständigen Ländern an Flüssen vereinzelt Militärstützpunkte errichtet, um den Territorialanspruch zu unterstreichen.

Nach dem 2. Weltkrieg wurden auf dieser Basis kleinere Militärstützpunkte installiert (Alto Marañon in Peru; Puerto Leguízamo in Kolumbien), die mehr die Sicherung des Territoriums als eine geplante Erschließung zum Ziel haben.

Am Ostfuß der Anden ist die andenparallele Straßenverbindung (Carretera Marginal de la Selva) erst in wenigen Teilstrecken vorhanden, die infrastrukturelle Ausstattung auf sehr niedrigem Niveau. Zudem ist gerade die Straßenverkehrsverbindung vom Altiplano zum tropischen Tiefland bei weitem schwieriger als in Brasilien.

Wenn sich auch die demographischen und sozioökonomischen Probleme, die eine Besiedlung des Oriente akut werden lassen, in Kolumbien, Peru, Ecuador, Bolivien in vielem gleichen, so gibt es doch einige wesentliche Unterschiede: Diese zeigen sich v. a. im Ausmaß des Bodennutzungspotentials der Gebiete westlich der Anden, im daraus resultierenden tatsächlichen Bedarf an Nutzfläche im Oriente, in der Nahrungsmittelversorgung, in der Agrarstrutur bzw. im Durchführungszustand der Agrarreformen und in den regierungsamtlichen agrarpolitischen Zielsetzungen.

Gemeinsam ist allen diesen Ländern, daß deren Regierungen erst angesichts der wachsenden sozialen Probleme auf dem Land und in den Städten sowie der steigenden Devisenaufwendungen für Nahrungsmittelimporte und notwendige Agrarstrukturreformen kolonisatorisch aktiv wurden.

Manche Kolonisationsprojekte waren – wie im brasilianischen Amazonien – gezielte Manöver, um von drängenden Forderungen der Campesinos nach Landreformen[52]) abzulenken.

Stichstraßen als Stoßkeile der Erschließung bzw. potentielle Entwicklungsachsen kennzeichnen die bisherige Entwicklung.

Während für Ecuador das tropische Küstentiefland für landwirtschaftliche Nutzung bis heute einen bei weitem höheren Stellenwert als der Oriente einnimmt und auch in Kolumbien die Erschließung der Ost-Region nicht lebensnotwendig ist, besteht in Peru die Notwendigkeit langfristiger landwirtschaftlicher Inwertsetzung des östlichen tropischen Tieflandes. In Bolivien kann man sogar von einem Existenzzwang der Nutzung des Oriente sprechen.

So sind in **Ecuador** ohne jede regionale Planung Kolonisationsaktivitäten an vier Stichstraßen entstanden.[53]) Die Erdölförderung hat im Napo-Gebiet zu einer unkontrollierten Zunahme der spontanen Kolonisation, aber nur geringen regionalen Entwicklungsimpulsen geführt. Einige Militärkolonien sollen den ecuadorianischen Anspruch auf den amazonischen Oriente dokumentieren, zumal sich Ecuador – wie auch die jüngsten Grenzstreitigkeiten mit Peru zeigten – nicht mit dem Territorialverlust durch das Protokoll von Rio de Janeiro 1942 abgefunden hat.

Das ecuadorianische Institut für Agrarreform und Kolonisation (IERAC) hat sich im Amazonasgebiet bisher eher der Legalisierung spontaner Landnahme als gezielten Agrarkolonisationsprojekten gewidmet, für die ohnehin keine Mittel vorhanden sind.[54])

In **Peru** ist am Rio Huallaga ein größeres staatliches Kolonisationsprojekt relativ erfolgreich, aber mit hohen Kosten (5500 US-$ pro Siedlerstelle) durchgeführt worden, mit staatlicher Kreditgewährung für die Siedler.[55]) Die Umsiedlung von Hochlandindianern in das immerfeuchte tropische Tieflandklima erwies sich aber als äußerst problematisch.

Die Erdölerlöse hätten die finanzielle Grundlage für die Einrichtung von Entwicklungsachsen schaffen sollen, die die Anbindung des Amazonasgebietes an die Küste gewährleistet hätte. Angesichts der enttäuschenden Förderentwicklung mußte sich Peru aus finanziellen Gründen dem brasilianischen Beispiel der gezielten Einrichtung integrierter Entwicklungspole anschließen. Der Plan der Oficina Nacional de Evaluación de Recursos Naturales (ODERN), der die Ansiedlung von 200000 Neusiedlern vorsieht, ist wenig realistisch.

In **Bolivien** sind die Ergebnisse der staatlich gelenkten Agrarkolonisation bisher trotz ausgedehnter Rekrutierungskampagnen zur Umsiedlung bescheiden geblieben.[56]) 50% der Siedler wanderten in den ersten beiden Jahren wieder ab.

Die Konzentration liegt momentan im Oriente auf der Prospektion der Bodenschätze und einer entsprechenden Infrastrukturplanung zu deren Abbau, auch im Hinblick auf die Kooperation mit Brasilien.

In **Kolumbien** existiert zwar auch keine dezidierte regionale Entwicklungskonzeption für den Oriente, doch wurde im Bereich der Agrarkolonisation (INCORA) ein Förderungsmodell entwickelt, das nur spontane Kolonisten berücksichtigt.[57]) Die Squatter sind stärker motiviert, haben zumeist bereits landwirtschaftliche Erfahrungen in der Region und scheinen resistenter gegenüber anfänglichen Mißerfolgen.

Die Förderung der spontanen Kolonisation ist außerdem wesentlich billiger, da sie nicht die gesamten Infrastrukturvorleistungen umfaßt und Subsistenzbetriebe erhält. Dieses Modell hat es auch als sinnvoller erwiesen, in bereits spontan besiedelten Gebieten lenkend einzugreifen, bevor man Projekte in völlig unbesiedelten Räumen installiert.

Die regionale Entwicklungsplanung am Andenostrand müßte den Bau der Carretera Marginal ausführen, die die isolierten Teilkolonisationsgebiete miteinander verbinden und als Basis für Stichstraßen nach Osten dienen würde. Die dann entstehende bandförmige Siedlungszone am Andenfuß müßte durch Förderzentren für die Agrarkolonisation bestückt werden und würde eine bessere Ausgangsbasis für die Entwicklung des Oriente darstellen als die entfernte westliche Andenregion.

Erst nach Konsolidierung dieses Siedlungsstreifens sollte die Expansion der Pionierzone nach Osten erfolgen.

In **Venezuela** hat bis heute die Förderung der östlichen Region um den Entwicklungspol Ciudad Guayana am Unterlauf des Rio Orinoco absolute Priorität. Trotzdem sah sich die Regierung Caldera unter dem Eindruck brasilianischer Entwicklungspolitik im Amazonasgebiet gezwungen, die CODESUR als Pendant zur SUDAM einzurichten. Die Regionalentwicklungsbehörde für das venezolanische Amazonien hat den Ausbau der Infrastruktur sowie die wirtschaftliche Erschließung und die Anlage von Kolonien im Süden des Landes zur Aufgabe.[58])

In **Guyana** und **Suriname** wurden bisher außer der geologischen Prospektion und dem Abbau der Bauxitvorkommen nur erste Maßnahmen zur Regionalentwicklung auf der Basis der Rohstoffwirtschaft eingeleitet.[59])

Amazonas-Pakt – Ansatz zu einer supranationalen Entwicklungsstrategie?

Auf der Basis des oben ausgeführten Standes der Regionalentwicklung der Amazonasregionen der Nachbarstaaten muß die brasilianische Initiative in Richtung auf den Amazonas-Pakt gesehen werden.

Brasilien versucht, die Bedenken der Nachbarländer dadurch zu zerstreuen, daß immer wieder betont wurde, daß Brasilien durch den Amazonas-Pakt keine Vorherrschaft in dieser Region anstrebe, sondern eine in allen Amazonasteilen gleichartig strukturierte Entwicklung auf der Grundlage gegenseitiger Koordination der Maßnahmen im wirtschaftlichen, sozialen und ökologischen Bereich.

Da die lateinamerikanische Freihandelsvereinigung (ALALC) bisher kaum über die Anfangsphase der Handelsliberalisierung hinausgekommen ist, bildet die Gründung des Amazonas-Paktes nicht nur einen Gegenpol zum Andenpakt für Brasilien, sondern bietet für die brasilianische Seite auch die Möglichkeit, die Andenstaaten gezielt zu einer engeren wirtschaftlichen Kooperation mit Brasilien zu veranlassen. Von größter Bedeutung für Brasilien ist dabei das venezolanische Erdöl, aber auch bergbauliche Produkte aus dem andinen Raum.

Im Juli 1978 wurde der Amazonas-Pakt in Brasília von acht Anrainerstaaten (Brasilien, Kolumbien, Ecuador, Bolivien, Peru, Venezuela, Suriname und Guyana) unterzeichnet, die sich darin nur verpflichteten, die von ihnen zum Amazonasgebiet gerechneten Regionen „harmonisch und in gegenseitiger Kooperation" zu entwickeln.[60])

Wesentliche Schwerpunkte des sehr allgemein gehaltenen Vertrags sind:

- koordinierte Regionalentwicklung in Amazonien im Rahmen der nationalen Wirtschaftssysteme
- Austausch von Erfahrungen, Einrichtung eines Informationssystems und Förderung der wissenschaftlichen Forschung über Amazonien
- Nutzung der natürlichen Ressourcen unter Wahrung des ökologischen Gleichgewichts und Erhaltung der indianischen Kulturen
- Freizügige Nutzung der Verkehrswege und Erschließung der Wasserkraft.

Die Aussage, daß das jeweilige Amazonasgebiet in die nationale Wirtschaft des einzelnen Landes einzugliedern sei, steht dabei in krassem Widerspruch zu Ideen supranationaler Integration in dieser Region.

Die brasilianischen Bemühungen um das Zustandekommen des Amazonas-Pakts sind vor dem Hintergrund des in einer Krise steckenden Andenpakts zu sehen, dem alle Signatarstaaten mit Ausnahme von Brasilien, Guyana und Suriname angehören, bis hin zum Versuch einer Ablösung des Andenpakts durch einen neuen Zusammenschluß, dem Brasilien nun selbst angehört.

Der endgültige Vertragsabschluß war eine Einigung auf einem Minimalkonsens, ohne die von Brasilien vorgeschlagene Zollunion und ohne Einschränkung des Andenpakts. Die Mitgliedsländer des Andenpakts betonten vielmehr die jeweilige nationale Eigenverantwortlichkeit und Selbständigkeit.

Festzuhalten ist, daß alle kritischen Punkte, v. a. aber auch die Grundlagen der nationalen Zusammenarbeit und die Ausführung zentraler Aufgaben, undefiniert blieben. Auch die Rolle des ausländischen Kapitals bei der Entwicklung der Amazonasregion, in Brasilien Grundpfeiler der Entwicklungsplanung, im Andenpakt dem inländischen Kapital zumindest nachgeordnet, blieb ausgespart.

Angesichts der unterschiedlichen Interessenlagen der Anrainerstaaten Amazoniens, ihrer unterschiedlichen Strukturmerkmale sowie sehr verschiedenen Finanzkraft, aber auch angesichts des interregionalen Entwicklungsgefälles sind größere gemeinsame Projekte nur schwer vorstell- und durchführbar.

Im Hintergrund steht wohl unausgesprochen vielmehr der brasilianische Wunsch, eine bereits gut entwickelte „Erschließungstechnologie" den Nachbarländern für deren Regionalentwicklung in Amazonien anbieten zu können (Straßenbauten brasilianischer Firmen, Siedlungsentwicklung, RADAM-Projekt etc.).

Das seit Abschluß des Amazonas-Pakts 1978 bisher wenig koordinierte Vorgehen der Signatarstaaten bezüglich Amazonien ist auch durch das Außenministertreffen in Belém im Oktober 1980 nicht verbessert worden.

Die Strategien Brasiliens zur sektoralen und regionalen Entwicklung Amazoniens und der Umfang der bereits durchgeführten und der laufenden Maßnahmen besitzen eine solche finanzielle, aber auch räumliche Dimension, daß den sich in der Primärphase befindlichen Ansätzen zur Regionalentwicklung des Amazonas-Anteils der anderen Länder im Vergleich zu Brasilien bisher nur eine Statistenrolle in dieser Region zukommt.

Anmerkungen

1 Die Untersuchungen wurden als Teil eines laufenden Forschungsprojekts mit dankenswerter Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft in den Jahren 1980, 1981 und 1982 im Amazonasgebiet (Brasilien, Kolumbien, Ecuador, Venezuela, Franz. Guayana, Suriname und Guyana) durchgeführt.

2 Zu dieser Thematik allg. u. a.: A. KUKLINSKY (Hrsg.), Regional information and regional planning, Paris, Den Haag 1974; A. G. GILBERT, (Hrsg.), Development planning and spatial structure, London 1976; P. P. WALLER, Reduzierte Regionalplanung und regionale Konzentration von Entwicklungshilfe, Schriften des Dt. Inst. f. Entwicklungspolitik, Berlin 1975; G. NAGEL, Die Rolle strategischer Raumplanung für Entwicklungsländer, in: Raumforschung und Raumordnung **38**, 1980, 1–12. – Dazu insbesondere auch: W. B. STÖHR, D. R. F. TAYLOR, Development from above or below? The dialectics of regional planning in developing countries, Chichester u. a. 1981. Für Lateinamerika: W. STÖHR, Regional development. Experiences and prospects in Latin America, The Hague 1975; J. FRIEDMANN, Regional development policy, a case study of Venezuela; Cambridge/Mass. 1966; A. KUKLINSKI, Regional policies in Nigeria, India and Brazil, Regional Planning, vol. 9, The Hague u. a. 1978.

3 Siehe dazu G. PFEIFER, Brasília, in: H. von Wissmann-Festschrift, Tübingen 1962, 289–320 (Wiederabdruck in: G. PFEIFER, Beiträge zur Kulturgeographie der Neuen Welt, Kleine Geograph. Schriften 2, Berlin 1981, 239ff.).

4 Die heutige Planungsregion „Amazônia Legal" umfaßt 59% der Landesfläche.

5 Vgl. dazu u. a. A. C. FERREIRA REIS, A Amazônia e a cobiça internacional, Rio de Janeiro 1972 (4. ed.) und T. L. REIS DE FREITAS, Amazônia Brasileira e a segurança nacional, in: A Amazônia Brasileira em Foco 5, Rio de Janeiro 1971, 44ff.

6 Im Rahmen der Einbeziehung Amazoniens in die politische Interessensphäre der Kolonialmächte konnte Portugal seinen Machtbereich gegenüber der im Vertrag von Tordesillas 1494 festgelegten spanischen Einflußsphäre bis ins 18. Jhdt. vom Küstenbereich des Amazonasgebietes bis weit nach Westen ausdehnen und auch gegen englische, holländische und französische Vorstöße verteidigen und mit dem Vertrag von Madrid 1750 absichern.

7 Für diese Maßnahme, die in Brasilien sehr umstritten war, hat sich 1866 eindeutig A. C. TAVARES BASTOS, O Vale do Amazonas, São Paulo 1975 (3. ed.; 1. ed. 1866) ausgesprochen.

8 Siehe dazu allg. A. C. FERREIRA REIS, História do Amazonas, Manaus 1931; Gen. F. A. RONDON, Amazônia Brasileira I. Problemas regionais, Rio de Janeiro 1980, 15ff.; A. TEIXEIRA SOARES, História da formação das fronteiras do Brasil, Rio de Janeiro 1972; G. MARTINIÈRE, Les stratégies frontalières du Brésil colonial et l'Amérique espagnol, in: Cahiers des Amériques latines 18, 1978, 45–68; L. A. TAMBS, Geopolitics in the Amazon, in: Ch. WAGLEY (ed.), Man in the Amazon, Gainesville 1974, 45–87.

9 Damals Territorium Rio Branco genannt.

10 Aus der umfangreichen Literatur hierzu seien genannt: O. VALVERDE, Geografia agrária do Brasil, Rio de Janeiro 1964; C. FONSECA, A economia da borracha, Rio de Janeiro 1970; S. BENCHIMOL, Amazônia, Manaus 1977; M. NETO, O dilema da Amazônia, Petrópolis 1979; R. ARAÚJO DE OLIVEIRA SANTOS, História econômica da Amazônia (1800–1920), São Paulo 1980.

11 Die Vergabe von Landkonzessionen am Rio Tapajós an den Ford-Konzern 1927 war ein letzter Versuch, durch mit ausländischer Kapitalhilfe angelegte Kautschuk-Plantagen die ehemalige Weltmarktstellung wiederzuerlangen. Dieses Unternehmen scheiterte aufgrund von Pflanzenkrankheiten *(Dothidella ulei)* und dem Problem der Arbeitskraftbeschaffung. Die kurze Wiederbelebungsphase während des Zweiten Weltkriegs war durch militärische Notwendigkeiten aufgrund der japanischen Besetzung der britischen Kolonien in Südost-Asien bedingt.

12 Überlegungen in diesem Sinne hatte u. a. S. CHANDRASEKHAR, Hungry people and empty lands, London 1952, aufgestellt.

13 Siehe dazu u. a. O. VALVERDE, Dos grandes lagos sul-americanos aos grandes eixos rodoviários, in: A Amazônia Brasileira em Foco 5, Rio de Janeiro 1971, 18 ff.; J. BOTELHO, A interligação das Bacias do Amazonas e Prata, in: id. 6, 1972, 23–68.

14 Instituto Brasileiro de Reforma Agrária, Encontro sôbre a ocupação do território. Documento Básico, Rio de Janeiro 1967.

15 Frühere Versuche einer koordinierten wirtschaftlichen Entwicklung des Amazonasgebietes waren – wie auch frühere Ansätze (vgl. dazu J. H. GALEY, The politics of development in the Brazilian Amazon 1940–50, Diss. Stanford 1977) – unter der 1953 gegründeten Superintendência do Plano de Valorização Econômica da Amazônia (SPVEA) gescheitert.

16 Diese Planungsregion umfaßt eine Fläche von mehr als 5 Mill. qkm, zu der die Bundesstaaten Amazonas, Pará, Acre, Rondônia und die Territorien Roraima und Amapá sowie das nördliche Mato Grosso, Nord-Goiás und der Westen von Maranhão gehören.

17 Siehe dazu v. a. R. STEPHANES, O programa de integração nacional e a colonização. Altamira I, Brasília 1972.

18 Min. do Planejamento e Coordenação Geral, Metas e bases para a ação do Governo, Brasília 1971; siehe dazu aber auch: R. GONTIJO, Aonde nos leva essa estrada, in: Transamazônica, São Paulo 1970, 49–122; O. DUARTE PEREIRA, A Transamazônica: prós e contras, Retratos do Brasil, vol. **81**, Rio de Janeiro 1971 (2. ed.) und A. TAMER, Transamazônica, Solução para 2001, São Paulo 1970.

19 Die geringe natürliche Fruchtbarkeit der terra firme-Böden, die 98,5% der Fläche Amazoniens einnehmen, war durch die Forschungen brasilianischer Wissenschaftler und frühere negative Erfahrungen (z. B. Bragantina-Zone) bereits bekannt (vgl. F. C. DE CAMARGO, Report on the Amazon region, Problems of humid tropical regions, Humid Tropics Research, Paris 1958, 11–24); W. G. SOMBROEK, Amazon soils. A reconnaissance of the soils of the Brazilian Amazon Region, Wageningen 1966. – Zur ökologischen Bewertung siehe u. a. H. SIOLI, Zur Ökologie des Amazonasgebietes, in: Biogeography and ecology in South America 1. Monogr. Biol. **18**, The Hague 1969, 137–170; ders., Amazonasgebiet – Zerstörung des ökologischen Gleichgewichts?, in: Geol. Rundschau **66** 1977, 782–795; E. J. FITTKAU, Ökologische Gliederung des Amazonasgebietes auf geochemischer Grundlage, in: Münster. Forsch. Geol. Paläont. **20/21** 1971, 35–50; ders., Artenmannigfaltigkeit amazonischer Lebensräume aus ökologischer Sicht, in: Amazoniana **4/3** 1973, 321–340; E. J. FITTKAU, H. KLINGE, On biomass and trophic structure of the central Amazonian rain forest ecosystem, in: Biotropica **5/1** 1973, 2–14; H. KLINGE, Struktur und Artenreichtum des zentralamazonischen Regenwaldes, in: Amazoniana **4/3** 1973, 283–292; W. WEISCHET, Die ökologische Benachteiligung der Tropen, Stuttgart 1980 (2. Aufl.) sowie H. SIOLI, Entwicklung und Aussichten der Landwirtschaft im brasilianischen Amazonasgebiet, in: Die Erde **100/2–4** 1969, 307–326.

20 Vgl. dazu G. KOHLHEPP, Planung und heutige Situation staatlicher kleinbäuerlicher Kolonisationsprojekte an der Transamazônica, in: Geographische Zeitschrift **54/3** 1976, 171–211; J. HÉBETTE et al., A Amazônia no processo de integração nacional. Coleção NAEA, Belém 1974; J. M. G. KLEINPENNING, The integration and colonisation of the Brazilian portion of the Amazon Basin, Nijmeegse Geogr. Cahiers 4, Nijmegen 1975; N. J. SMITH, Transamazon Highway: A cultural-ecological analysis of settlement in the humid tropics, Diss. Berkeley 1976.

21 G. KOHLHEPP, Siedlungsentwicklung und Siedlungsplanung im zentralen Amazonien. Gedanken zum zentralörtlichen System „Agrovila-Agrópolis-Rurópolis", in: Frankfurter Wirtschafts- u. Sozialgeogr. Schriften **28**, 1978, 171–191.

22 Siehe dazu u. a. Ph. M. FEARNSIDE, Estimation of carrying capacity for human populations in a part of the Transamazon Highway colonization area of Brazil, Diss. Michigan 1978, **2** vol.; N. J. Smith, Agricultural productivity along Brazil's Transamazon Highway, in: Agro-Ecosystems, 4, 1978, 415–432.

23 Vgl. Ch. W. MUELLER, Pioneer roads and the modernization of Brazilian Amazonia Ocidental, Diss. Miami 1975; ders., Frontier based agricultural expansion: the case of Rondônia, in: F. BARBIRA-SCAZZOCCHIO 1980 (s. Anm. 51), 141–153; O. VALVERDE et al., A organização de espaço na faixa da Transamazônica, vol. **1**, Rio de Janeiro 1979. – Die jüngsten Entwicklungen zeigen auch in Rondônia Auflösungserscheinungen in den INCRA-Projekten und den zunehmenden Druck kapitalstarker Gruppen auf die „fronteira"-Region (s. dazu: E. S. AZEVEDO LOPES, Colonização oficial da Amazônia: a reprodução das desigualdades, in: Mão de obra volante na agricultura. Univ. Estadual Paulista, Dep. de Economia Rural. Botucatú 1981, 226–249).

24 Vgl. G. KOHLHEPP, Erschließung und wirtschaftliche Inwertsetzung Amazoniens, in: Geogr. Rundschau **30/1** 1978, 11.

25 So der brasilianische Landwirtschaftsminister PAULINELLI 1974, zit. nach M. GOMES, Amazônia-Nordeste. Revendo a solução mágica, in: Opinião (Rio de Janeiro) 17/5/1974, 12.

26 M. NITSCH u. F. FREIHERR VON TAUTPHOEUS, Die Erschließung des Landesinnern als der räumliche Aspekt des „brasilianischen Entwicklungsmodells", Ebenhausen 1975 (SWP-AP 2083); G. KOHLHEPP, Wirtschafts- und sozialgeographische Aspekte des brasilianischen Entwicklungsmodells und dessen Eingliederung in die Weltwirtschaftsordnung, in: Die Erde **109**, 1978, 353–375. – Siehe dazu allg. u. a.: C. FURTADO, Análise do „modelo" brasileiro, Rio de Janeiro 1972 (3. ed.); W. GRABENDORFF u. M. NITSCH, Brasilien, Entwicklungsmodell und Außenpolitik, Beiträge zur Soziologie und Sozialkunde Lateinamerikas **15**. München 1977; M. WÖHLCKE, Das brasilianische Modell unter dem Aspekt struktureller Abhängigkeit, in: Dritte Welt (Meisenheim) **3**, 1974, 287–309.

27 Dazu: F. H. CARDOSO, G. MÜLLER, Amazônia: Expansão do capitalismo, São Paulo 1978 (2. ed.); R. BOURNE, Assault on the Amazon, London 1978; E. PINHO FILHO, Amazônia entre contrastes, Belém 1979.

28 Eine Satellitenbildauswertung des Instituto Brasileiro de Desenvolvimento Florestal (Convênio IBDF/SUDAM, Relatório Nr. 1, 1981) hat ergeben, daß in dem Untersuchungsgebiet in den Staaten Pará, Goiás und Maranhão von einer Fläche von 510000 qkm zwar erst 13% Waldfläche gerodet wurden, die Rodungsflächen von 1978 bis 1979 aber um 43% zugenommen haben. Dies zeigt, daß bei anhaltender Rodungsfrequenz schwerwiegende Folgenwirkungen erwartet werden müssen. – Siehe auch: O VALVERDE, O problema florestal da Amazônia Brasileira, Petrópolis 1980; Univ. do Amazonas, Proposto de política florestal para a Amazônia Brasileira, Rio de Janeiro 1980.

29 Zur ökologischen Probelmatik der Waldrodung siehe u. a. H. SIOLI, Recent human activities in the Brazilian Amazon Region and their ecological effects, in: B. MEGGERS, E. AYENSU, W. D. DUCKWORTH (eds.), Tropical forest ecosystems in Africa and South America: A comparative Review, Washington 1973, 321–334; R. J. A. GOODLAND, H. S. IRWIN, Amazon jungle: green hell to red desert?, Developments in landscape Management and Urban Planning 1, Amsterdam etc. 1975; H. O'REILLY STERNBERG, Frontières contemporaines en Amazonie Brésilienne: quelques conséquences sur l'environnement, in: Travaux et Mémoires de l'Institut des Hautes Études de l'Amérique Latine **34**, Paris 1981, 177–200.

30 Vgl. dazu O. IANNI, Colonização e contra-reforma agrária na Amazônia, Petrópolis 1979; ders., Ditadura e agricultura. O desenvolvimento do capitalismo na Amazônia: 1964–1978. Col. Retratos do Brasil, vol. **131**, Rio de Janeiro 1979; J. HÉBETTE, R. ACEVEDO, Colonização para quem? Belém 1979.

31 Zum Phänomen der Expansion der „frontier" in Amazonien siehe unter vielen Arbeiten u. a. B. K. BECKER, Agriculture and development in Brazil: the expansion of the agricultural frontier, in: Brazil. Spatial organization (B. K. BECKER, P. P. GEIGER, S. FAISSOL eds.), Rio de Janeiro 1980, 121–169; dies., Geopolítica da Amazônia. A nova fronteira de recursos, Rio de Janeiro 1982; M. J. POMPERMAYER, The state and the frontier in Brazil. A case study of the Amazon, Diss. Stanford 1979; M. SCHMINK, A case study of the closing frontier in Brazil, Amazon Research Papers Series **1**, Gainesville 1981; D. J. MAHAR, Frontier development policy in Brazil: A study of Amazonia, New York 1979. – Sowie allgemein: CREDAL, Les phénomènes de „frontière" dans les pays tropicaux, Travaux et Mémoires de l'Inst. des Hautes Études de l'Amérique Latine **34**, Paris 1981.

32 Von den zahlreichen Veröffentlichungen z. B. O. IANNI, A luta pela terra. História social da terra e da luta pela terra numa área da Amazônia, Petrópolis 1979 (2. ed.); J. DE SOUZA MARTINS, Expropriação e violência. A questão política no campo, São Paulo 1980; P. CASALDÁLIGA, Uma igreja da Amazônia em conflito com o latifúndio e a marginalização social, São Félix 1971; L. F. PINTO, Amazônia: no rastro do saque, São Paulo 1980; vgl. dazu G. KOHLHEPP, Brasiliens problematische Antithese zur Agrarreform: Agrarkolonisation in Amazonien, in: H. ELSENHANS (Hrsg.), Agrarreform in der Dritten Welt, Frankfurt/New York 1979, 471–504.

33 Auf die außerordentlich komplexe Indianer-Problematik, die im In- und Ausland starke Beachtung gefunden und zahlreiche Proteste gegen die Vertreibung und Vernichtung der Indianer hervorgerufen hat, kann hier nicht näher eingegangen werden. Siehe dazu v. a. S. H. DAVIS, Victims of the miracle. Development and the indians of Brazil, Cambridge 1977.

34 In einem der besonders betroffenen Gebiete in den Staaten Pará, Maranhão und Goiás wurde im Februar 1980 vom brasilianischen Präsidenten die GETAT (Grupo Executivo das Terras do Araguaia-Tocantins) mit dem Ziel einer Agrarreform auf 200000 qkm Fläche eingerichtet.

35 SUDAM, II Plano de desenvolvimento da Amazônia (1975–79), Belém 1975.

36 Secretaria de Planejamento, Programa de pólos agropecuários e agrominerais da Amazônia. Polamazônia, Brasília 1974.

36a Für die einzelnen Polamazônia-Prioritätsbereiche wurden einfache Regionalanalysen erstellt und in sehr allgemeiner Form Entwicklungsprojekte vorgeschlagen (SUDAM, Polamazônia 1976).

37 Vgl. dazu B. A. DOS SANTOS, Amazônia. Potencial mineral e perspectivas de desenvolvimento, São Paulo 1981.

38 Dazu u. a. G. GLASER, Der Zinnsteinabbau in Rondônia, in: Geogr. Zeitschrift **57**/4 1969, 241–267; H. GRABERT, Das Rondônia-Zinn. Brasiliens neuer Wirtschaftsfaktor im Amazonas-Urwald, in: Erzmetall (Stuttgart), **26** 1973, 318 ff.

39 G. KOHLHEPP, Bergbaustandorte im östlichen Amazonasgebiet. Entwicklungspole oder Orte temporärer Extraktion mineralischer Rohstoffe?, in: Frankfurter Wirtschafts- u. Sozialgeogr. Schriften **26**, 1977, 239–273; Ministério das Minas e Energia, Programa Grande Carajás, Brasília 1981; CARAJÁS: uma decisão nacional, in: Ciências de Terra (Salvador) **1**, nov./dez. 1981; A. L. BERNARDELLI (Coord.), Provincia mineral de Carajás-Pará, Belém 1982; L. F. PINTO, Carajás, o ataque ao coração da Amazônia, Rio de Janeiro 1982.

40 O Estado de São Paulo, 16/10/1980.

41 Zu den umwälzenden Veränderungen: R. STERNBERG, Hydroelectric energy as one agent of environmental and societal change in Amazônia, Paper presented at the Annual Meeting of the Assoc. of American Geographers, San Antonio, Texas, April 1982.

42 Vgl. dazu Visão 8/3/1982. Zona Franca de Manaus: a maturidade aos 15 anos; 15 anos de Zona Franca, Interior (Rev. bimestral do Min. do Interior), 8/42 1982.

43 Insgesamt wurden bis 1981 200 größtenteils arbeitskraftintensive Industrieprojekte mit über 42 000 Beschäftigten in der Zona Franca installiert, ein Großteil im Industriepark von Manaus; 28 % der Beschäftigten sind in der Elektro- und Elektronikindustrie tätig (nach eigener Auswertung von SUFRAMA-Daten 1980). – Eine Studie des Verf. über die Stellung von Manaus als Entwicklungspol ist in Vorbereitung.

44 Nach heutigem Wert 1,15 Mrd. US-Dollar (Neue Zürcher Zeitung, 13/1/1982).

45 In Brasilien erfolgte eine regelrechte Pressekampagne gegen das Projekt; unter der zahlreichen Literatur siehe dazu: I. GARRIDO FILHA, O projeto Jarí e os capitais estrangeiros na Amazônia, Petrópolis 1980; J. SAUTSCHUK et al., Projeto Jarí. A invasão americana, São Paulo 1980.

46 D. SENGHAAS, Brasiliens assoziativ-kapitalistische Entwicklung, in: D. SENGHAAS, Weltwirtschaftsordnung und Entwicklungspolitik. Plädoyer für Dissoziation, Frankfurt 1977, 118 ff.

47 So z. B. C. PANDOLFO, Estudos básicos para o estabelecimento de uma política de desenvolvimento dos recursos florestais e de uso racional das terras da Amazônia, SUDAM, Belém 1974 (2. ed.); dies., A floresta amazônica brasileira: enfoque econômico-ecológico, SUDAM, Belém 1978.

48 In diesem Sinne auch P. R. HADDAD, Brazil: Economic efficiency and the disintegration of peripheral regions, in: W. B. STÖHR, D. R. F. TAYLOR, Development from above or below?, Chichester 1981, 399. – Siehe dazu auch: S. G. BUNKER, Barreiras burocráticas e institucionais à modernização: o caso da Amazônia, in: Pesquisa e Planejamento Econômico **10**/2 1980, 555–600.

49 H. O'REILLY STERNBERG, Frontières contemporaines en Amazonie Brésilienne: Quelques conséquences sur l'environment, in: CREDAL, Les Phénomènes de „frontière" dans les pays tropicaux, Paris 1981, 177–200; S. dazu auch: B. K. BECKER, Regional policy and spatial equity in a Brazilian resource frontier, in: Brazilian Geographical Studies, Rio de Janeiro 1978.

50 So General C. DE MEIRA MATTOS, Uma geopolítica pan-amazônica, Col. Docum. Brasil. 189, Rio de Janeiro 1980 und General G. DO COUTO E SILVA, Geopolítica do Brasil, Rio de Janeiro 1967; s. dazu auch: J. CHILD, Geopolitical thinking in Latin America, in: Latin American Research Review **14**/2 1979, 89 ff.

51 Siehe dazu in der zahlreichen Literatur u. a. die Beiträge in den beiden Sammelbänden: F. BARBIRA-SCAZZOCCHIO (ed.), Land, people and planning in contemporary Amazonia, Cambridge 1980 und L'encadrement des paysanneries dans les zones de colonisation en Amérique Latine. Sowie: R. CRIST, Ch. M. NISSLY, East from the Andes. Pioneer settlements in the South-American Heartland, Gainesville 1973; W. BRÜCHER, Formen und Effizienz staatlicher Agrarkolonisation in den östlichen Regenwaldgebieten der tropischen Andenländer, in: Geogr. Zeitschrift **65**/1 1977, 3–11; F. J. SCHUURMAN, From resource to periphery. Agricultural colonization east of the Andes, in: Tijdschrift voor Econ. en Soc. Geogr. **69**/1, 2 1978, 95–104.

52 Zur Bewertung der Agrarreform in Kolumbien und Ecuador: G. MERTINS, Konventionelle Agrarreformen – moderner Agrarsektor im andinen Südamerika. Die Beispiele Ecuador und Kolumbien, in: H. ELSENHANS (Hrsg.) Agrarreform in der Dritten Welt, Frankfurt/New York 1979, 401–431 – vgl. Anm. 32, sowie G. KOHLHEPP, Landwirtschaft und Agrarreformen, in: Lateinamerika. Der Bürger im Staat, Stuttgart 1982, 111–140.

53 Vgl. dazu die Beiträge von: R. J. BROMLEY, Agricultural colonization in the Upper Amazon Basin: the impact of oil discoveries, in: Tijdschrift v. Econ. en Soc. Geogr. **63**, 1972, 278–293; ders., The colonization of humid tropical areas in Ecuador, in: Tropical Geography (Singapore) **2**/1 1981, 15–16; M. HIRAOKA, S. YAMAMOTO,

Agricultural development in the Upper Amazon of Ecuador, in: Geogr. Review **70**/4 1980, 423–445; INCRAE, La problemática socio-cultural de la Amazonia Ecuatoriana, 9, Quito 1979.

54 Min. de Agricultura y Ganaderia, La colonización de la Región Amazonica Ecuatoriana. Obra Nacional, Quito 1977.

55 Vgl. dazu V. JÜLICH, Die Agrarkolonisation im Regenwald des mittleren Río Huallaga (Peru), Marburger Geogr. Schr. **63**, Marburg 1975.

56 F. MONHEIM, Junge Indianerkolonisation in den Tiefländern Ostboliviens, Braunschweig 1965; ders., 20 Jahre Indianerkolonisation in Ostbolivien, Erdkundl. Wissen = Beihefte z. Geogr. Zeitschr. **48**, Wiesbaden 1977; W. SCHOOP, Vergleichende Untersuchungen zur Agrarkolonisation der Hochlandindianer am Andenabfall und im Tiefland Ostboliviens, Aachener Geogr. Arb. **4**, Wiesbaden 1970; M. HIRAOKA, Settlement and development of the Upper Amazon: The East Bolivian example, in: The Journal of Developing Areas **14**, 1980, 327–347.

57 Siehe dazu u. a. W. BRÜCHER, Die Erschließung des tropischen Regenwaldes am Ostrand der kolumbianischen Anden, Tübinger Geogr. Studien **28**, Tübingen 1968; INCORA, La colonización en Columbia. Una evaluación de proceso, **2** vol. Bogotá 1974; International Bank for Reconstruction and Development, Columbia appraisal of Caquetá rural settlement project, Washington 1975.

58 Planificación de regiones fronteras, in: Cuadernos de la Sociedad Venezolana de Planificación **102–105**, Caracas 1972; R. E. DIBBLE, Population and the protection of the frontier: the case of Venezuela, Diss. Albany/N. Y. 1977.

59 Siehe dazu: G. SCHERM, Guyana und Surinam. Wirtschaftsgeographische Probleme der Rohstoffabhängigkeit bauxitexportierender Entwicklungsländer, Schriftenreihe wirtschaftswiss. Forschung u. Entwicklung **79**, München 1982.

60 Zum Amazonaspakt siehe u. a. folgende Arbeiten: U. SCHERFENBERG, Der Amazonaspakt, Arbeitsunterlagen u. Diskussionsbeiträge 6, Inst. f. Iberoamerika-Kunde, Hamburg 1979; M. E. MEDINA, The Amazonian Pact. A general analysis, in: F. BARBIRA-SCAZZOCCHIO 1980 (s. Anm. 51), 58–79; E. G. FERRIS, The Andean Pact and the Amazon treaty, in: Journal of Interamerican-Studies and World Affairs **23**/2 1981, 147–175; G. D. LANDAU, Ansätze zur internationalen Zusammenarbeit im Amazonasgebiet, in: Europa-Archiv **35**/13 1980, 415–424 sowie div. Beiträge in: Nueva Sociedad **37** 1978, Caracas.

Anschrift des Verfassers:
Prof. Dr. Gerd Kohlhepp,
Geographisches Institut der Universität,
Hölderlinstr. 12, D-7400 Tübingen 1

Euer Wohlgebohren

ertheile ich aus besonderem allerhöchsten Auftrage und mit wahrem Vergnügen die Nachricht, daß Seine Majestät der König denselben zum Ritter Allerhöchlichens Civil Verdienst Ordens zu ernennen geruht haben. Mit diesem Merkmale der königlichen Gnade werden Euer Wohlgebohren die belohnende Ueberzeugung auch erhalten, daß des Königs Majestät Sie jenen Männern beizählen, welche durch Auszeichnung in ihrem Wirkungskreise sich um den vorzüglichen Dank des Vaterlandes verdient gemacht haben.

Meinen aufrichtigen Glückwunsch füge ich die Versicherung meiner vollkommensten Hochachtung bey.

München den 19ten Oktober 1820

In fidens Copia
München den 12. Okt. 1821 *Graf v. Rechberg*

Siegel

An des Akademikers
Herrn Spix
Wohlgebohren

Quelle: Bayerisches Hauptstaatsarchiv, München

Regie

Euer Excellenz

welche ich mit besonderem allerhöchsten Auftrage und mit vielem Vergnügen zu Protocoll, daß Seine Majestät der König einstweilen zum Besten Allerhöchstdero Civil-Vorkommnisse Rechnung zu nehmen geruht haben. Mit diesem Merkmale der königlichen Gnade werden Euer Excellenz zu belehnen Ueberzeugung erhalten, daß Ihro Königl. Majestät Ihr innerstes Bestreben, welches durch Aufzehrung in ihrem Wirkungskreise sich um so vorzüglicher kund thut, anerkannt geruht haben.

Meinen aufrichtigen Glückwunsch füge ich zu Ihrer Ernennung meiner vollkommensten Hochachtung bey.

München d. 19ten Oktober 1820.

Graf v. Armansperg.

In fidem Copia

Ringel f. R. Rath

A. d. Ministerial

Herrn Spur Excellenz.

Regie Sekretär.

SPIXIANA	Supplement 9	201–218	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Grundlagen der Ökologie Amazoniens
Versuch einer Zusammenschau

Von E. J. Fittkau
Zoologische Staatssammlung München

Einführung

Seit der Zeit der bayerischen Brasilienexpedition hat sich unser Bild von Amazonien mehrfach und grundlegend gewandelt. Für Humboldt und ebenso für Spix und Martius war das Amazonasstromland nur ein Teil des damals noch weitgehend unbekannten südamerikanischen Kontinents. Für jene Generation von Naturkundlern, die bald nach der Mitte des vergangenen Jahrhunderts ihren Spuren folgten, wie z. B. der Botaniker Spruce oder die Zoologen Bates und Wallace, bedeutete der Aufenthalt im Amazonasgebiet ein „Verweilen in einem Paradies für Naturforscher" (Bates 1863).

Wallace schrieb in seinem Amazonasbuch (1853):

I'd be an Indian here, and live content
To fish, hunt and paddle my canoe,
And see my children grow
Like young wild fawns,
In health of body and peace of mind,
Rich without wealth, and happy without gold.

In das öffentliche Interesse der westlichen Welt rückte Amazonien erst im weiteren Verlauf der 2. Hälfte des 19. Jahrhunderts, als der Kautschuk zum unentbehrlichen Rohstoff für die aufkommende Industrie wurde. Das romantische Bild vom Paradies der Naturforscher verschwand. Es wurde bei uns durch phantasievolle Schilderungen der Urwaldhölle am Amazonas ersetzt. Offenbar war es erheblich mühevoller, Rohgummi im Wald zu sammeln, als neue Pflanzen- und Tierarten. Mit dem plötzlichen Zusammenbruch des amazonischen Gummibooms 1913/1914, als der erste Plantagengummi aus Ostasien, gewonnen aus dort gepflanzten brasilianischen Gummibäumen, erheblich preiswerter auf den Markt kam, versank das Amazonasgebiet wieder in seine frühere weltwirtschaftliche Bedeutungslosigkeit.

Das allmähliche nationale Erwachen Brasiliens, das den größten Anteil an Amazonien hat, erbrachte zwischen den beiden Weltkriegen zumindest ein zaghaftes literarisches, romantisch geprägtes Sich-Erinnern an diesen vergessenen, Brasilien zugehörenden Subkontinent (Gastão Cruels 1913, 1942). Aber erst zu Beginn der 2. Hälfte unseres Jahrhunderts wurde das Amazonasgebiet von Brasilien als möglicher Investitionsraum und ernstzunehmende Rohstoffquelle wirklich entdeckt; man hatte allerdings den Eindruck, daß dies mehr internationale Kräfte vorantrieben als es national gewollt war.

Wirtschaftsgeographen sahen in dem weithin unbewohnten äquatorialen Südamerika lange Zeit hindurch einen Lebensraum für hunderte Millionen von Menschen. Mit der Gründung der neuen Bundeshauptstadt Brasilia, die bereits im Quellgebiet südlicher Zuflüsse des Amazonas liegt, glaubte man von politischer Seite, endlich der rasch wachsenden Bevölkerung auch die nördliche Hälfte ihres Landes als Siedlungs- und Wirtschaftsraum erschließen zu können. Wichtigster Schritt dabei erschien die Durchdringung des Amazonasgebiets mit Straßen zu sein. Die amazonische Bevölkerung lebte bis dahin an den Ufern der kleineren und größeren Flüsse, über die das Amazonasgebiet schon seit alters her ver-

kehrsmäßig gut erschlossen war. Inzwischen durchziehen Tausende von Kilometern Straße die Wälder. Das erste, groß angelegte, staatliche Siedlungsprojekt an der Transamazonica ist jedoch gescheitert (vgl. Kohlhepp 1983). Und auch das mit so viel Optimismus begonnene Ludwig-Projekt am Jarí, einem nördlichen Nebenfluß des unteren Amazonas, an das Vorstellungen geknüpft waren, die an die Illusionen von Werner Hopp (1954) in seinem Buch von „Amazonien, Atlantis der Zukunft" erinnern, hat bei weitem nicht die daran geknüpften Erwartungen erfüllen können. Nicht vergessen sind auch die mit vorbildlichem Management aufgebauten, aber stets unrentabel gebliebenen Gummiplantagen der Ford-Company am unteren Tapajós. (Hierzu Goodland & Irwin 1975, Herrera et al. 1981.)

Wenn man je gesehen hat, wie jeder Flecken zugänglichen Bodens in den Hochanden, auch noch über 4000 m Höhe, und trotz steiler Hanglagen genutzt wird, und die endlosen Waldgebiete im angrenzenden Tiefland kennt, in denen unter für Menschen sehr viel günstigeren klimatischen Lebensbedingungen kaum jemand siedelt, sucht man nach Gründen für die Menschenleere im amazonischen Regenwaldgebiet. Denn Asien und Afrika liefern genug Beispiele für hohe Besiedlungsdichten in äquatorialen Landschaften, die einst von Regenwald bedeckt waren. Im gleichen Zusammenhang stellt sich aber auch die Frage nach den Gründen für das Scheitern der Gummiplantagen in der Heimat von *Hevea brasiliensis.* Ebenso liegt scheinbar ein Widerspruch darin, daß das größte geschlossene tropische Waldgebiet der Welt bisher die geringste Rolle auf dem internationalen Holzmarkt gespielt hat. Besondere Beachtung sollte man aber der Tatsache zumessen, daß alle größeren Bemühungen, das Amazonasgebiet wirtschaftlich zu entwickeln, nicht aus dem eigenen Gebiet gekommen sind, sondern von Kräften getragen und gesteuert werden oder auch wurden, die von außerhalb, im hohen Maße sogar von außerhalb des Kontinents stammen.

Es erübrigt sich, auf die weitverbreiteten angeblichen Ursachen für die Menschenfeindlichkeit des amazonischen Urwaldes und seiner Gewässer einzugehen, die sich bei uns immer noch aus dem alten Klischee von der „grünen Hölle" erhalten haben. Alle genannten Widersprüche und angedeuteten Phänomene lassen sich, so will es scheinen, auf einen einzigen ökologischen Faktorenkomplex zurückführen, der ganz allgemein für die feuchten Tropen charakteristisch, aber in Südamerika und speziell in Amazonien so großräumig, wie auf keinem anderen Kontinent wirksam geworden ist. Es ist dies die geochemische Verarmung der amazonischen Landschaft. Sie ist eine Konsequenz dauerhaft feuchttropischen Klimas über lange geologische Zeiträume hinweg.

Dauerfeuchtes warmes Klima führt zu rascher Verwitterung oberflächlich anstehender Gesteine und zu tiefgründiger Bodenbildung. Im Verlauf weiterer Bodenbildungsprozesse werden die anfänglich entstandenen vielschichtigen Tonminerale mit hohem Austausch- und Ionenbindungsvermögen zu zweischichtigen kaolinitischen Tonen umgebaut, die die wichtigste Komponente der tropischen Braunlehme bilden. Derart gealterte Braunlehmböden oder Oxysole haben in ihrem Ionengitter keine Metallionen mehr gebunden, die als Nährstoffe für Pflanzen in Frage kommen. Zudem ist ihre Austauschkapazität äußerst gering. (Sanchez, 1976, Jordan & Herrera 1981.)

Nährstoffreichtum gibt es daher in den feuchten Tropen nur in jungen Böden. Er ist dort anzutreffen, wo durch die rasche Verwitterung noch vorhandenen Restgesteins ständig Mineralien nachgeliefert werden können bzw. wo durch gedrosselte Erosion die oberflächlich bereits gealterten Bodenschichten verschwinden und neues Ausgangsgestein in die Bodenbildung einbezogen werden kann. Diese günstigen Voraussetzungen sind in Landschaften mit noch jungen Gebirgsbildungen, besonders in solchen vulkanischen Ursprungs gegeben. In den Ebenen und Niederungen der Tropen können sich nur dort fruchtbare, mit Nährstoffreserven ausgestattete Böden bilden, wo schwach ausgewittertes Erosionsmaterial im Vorland der Gebirge oder in den Tälern der sie entwässernden Flüsse abgelagert wird.

An den inneren und dauerfeuchten tropischen Klimagürtel der Erde schließen sich nach Norden, ebenso wie nach Süden stärker saisonale Klimagebiete an, die regional allmählich in den mehr oder weniger ariden äußeren Tropengürtel übergehen. Ganz allgemein steigert sich vom inneren zum äußeren Tropengürtel parallel zum Klimawandel das Angebot an verfügbaren Pflanzennährstoffen, weil sich in der gleichen Richtung die Bodenbildungsprozesse verlangsamen und sich die herausgewitterten Salze

mit zunehmend trockener werdendem Klima in den oberen Schichten anreichern können. Die Nutzung des Nährstoffangebotes gestaltet sich jedoch für die Vegetation wegen einer mangelnden Kontinuität an verfügbarem Wasser zunehmend schwieriger (Hierzu: Weischet 1980).

Der amazonische Regenwald steht, wie noch zu zeigen sein wird, innerhalb eines mehr oder weniger dauerfeuchten Klimagebietes größtenteils auf spättertiären Sedimentationsflächen und alten eingeebneten Urgesteinsformationen. Geochemisch nicht verarmte Regionen sind im Amazonasgebiet nur im Andenvorland, den Überschwemmungstälern der andinen Flüsse bzw. dem Amazonas selbst und eng begrenzt auch auf den Urgebirgsschilden zu erwarten.

Ökologische Grundbedingungen Amazoniens

Biologische Forschung im tropischen Südamerika mußte sich gezwungenermaßen bis vor wenigen Jahrzehnten nahezu ausschließlich in einer beschreibenden Bestandsaufnahme der Flora und Fauna und allgemeiner autökologischer Faktoren erschöpfen. Landeseigene Forschungsstätten, wie das Museum Goeldi in Belém am unteren Amazonas, gab es schon um die Jahrhundertwende. Andere folgten später in Surinam, in dem früheren British Guayana, in Venezuela, Kolumbien und in Panama. Sie wurden und werden bis heute unterstützt und gefördert durch die Aktivitäten ausländischer Forscher und Institutionen, von denen ja auch die ersten grundlegenden Untersuchungen ausgegangen sind. In Amazonien waren dies von deutscher Seite Spix und Martius.

Die ersten entscheidenden Zusammenhänge im landschaftsökologischen Gefüge Amazoniens zeigte bereits Bluntschli (1921) auf, indem er schreibt: „Der Kreislauf des Wassers vom Meer durch die Lüfte auf die waldige Erde und vom Wald durch die Stromebene wieder zum ewigen Meer, das ist das große, das Bild Amazoniens, sein Leben und sein Wesen beherrschende Moment. In Amazonien gibt es nichts Totes und nichts Lebendiges, was nicht von ihm zeugen könnte." Bluntschli's Sicht Amazoniens wurde zum Leitbild, zum Programm der unter H. Sioli einsetzenden ersten ökologischen Forschung in Amazonien (Sioli 1954, 1968, 1983). Es war naheliegend, daß die Amazonasökologie im fließgewässerreichsten Gebiet der Erde in den Gewässern selbst ansetzte. Inzwischen wird ökologische Amazonasforschung in vielseitiger Weise mit Schwerpunkten in Brasilien und Venezuela vorgenommen (vgl. Klinge 1983).

Bei der ungeheueren Weite des Raumes setzt die oft noch sehr mangelhafte Kenntnis abiotischer und biotischer Faktoren ökologischer Forschung enge Grenzen. Das Netz der Klimadaten ist noch weitmaschig. Es mangelt vielfach an sicheren geomorphologischen, bodenkundlichen und geologischen Daten. Nur die großen und auffälligen Pflanzen und Tiere sind bisher hinreichend beschrieben worden. Sofern man ihre Namen kennt, weiß man in der Regel noch nichts von ihrer Biologie und ihren ökologischen Ansprüchen. Darüber hinaus stellen diese Formen in den hochkomplexen Ökosystemen der Wälder und Gewässer nur einen Bruchteil der wirklich vorhandenen und die Lebensgemeinschaften tragenden Arten. Bei der derzeitigen, so rasant fortschreitenden Zerstörung der Regenwälder und ihrer unzureichend geförderten Erforschung wird es in Zukunft nur noch möglich sein, Fragmente der ehemaligen Fauna zu registrieren und zu studieren; wird die Regenwaldforschung ein Torso bleiben müssen.

Erster allgemeiner ökologischer und insbesondere landschaftsökologischer Bestandsaufnahme kommt im feuchttropischen Südamerika die überaus einfache topographische und geologische Gliederung des Einzugsgebietes des Amazonas entgegen. Nach Westen, entlang der äquatorialen Ostwestachse, weitet sich das flache, die 100 m Höhenlinie kaum überschreitende Amazonasbecken nahezu spiegelbildlich nach Norden und Süden aus. Auf der östlichen Hälfte wird es eingeengt von den stark abgetragenen gondwanischen Schilden Guayanas und Brasiliens, im Westen abgeschirmt von dem weitgespannten Bogen der steil aufragenden Andenkette. Ebenso übersichtlich wie die Topographie stellt sich auch der geologische Aufbau des Einzugsgebietes des Amazonas dar (Fittkau 1974). Das Tiefland verdankt seine Entstehung einer erdgeschichtlich sehr alten tektonischen Schwächezone,

Abb. 1: Regenschauer über dem zentralamazonischen Wald. Wolkenhöhe ca. 2000 m.

Abb. 2: Rio Ucayalli, größter Quellfluß des Amazonas, mäandrierend im Andenvorland mit Totarmen. Im Vordergrund „Schwarzwasser" führender Zufluß.

einem Grabenbruch, der sich quer über den Kontinent von der Amazonasmündung bis zum Golf von Guayaquil zieht. Er war schon angelegt bevor der Gondwana-Block in die einzelnen Kontinente zerfiel und hat seitdem Sedimente von den Schilden aufgenommen. Bis zum Ende des Tertiärs mündete ein Teil der Flüsse der Schilde in den Pazifik. Erst als die Andenkette sich schloß und das östliche Andenvorland vom Westen her mit Alluvionen aufgeschüttet wurde, entstand die riesige amazonische Sedimentationsniederung und mit ihr der sie zum Atlantik entwässernde Amazonas.

Die heutige zentralamazonische Ebene ist vor allem aus tertiären Sedimenten aufgebaut, die aus den präsilurischen Schilden stammten. Meist sind es stark ausgewitterte Sande und Tone. Im westlichen Teil des Gebietes ist das tertiäre Material weitgehend von quartären Alluvionen überdeckt, die aus sehr heterogenem jüngerem Gestein entstanden und noch wenig ausgewittert sind. Die Schilde selbst sind großflächig stark abgetragen. Auf dem westlichen Guayana-Schild finden sich noch Reste hoher Bergmassive. Der brasilianische Schild ist stellenweise mit mesozoischen Formationen abgedeckt. Auf beiden finden sich lokal früh mesozoische Vulkanite, Diabasdurchbrüche, auf den ausgedehnten Einebnungsflächen aber auch tertiäre und quartäre Sedimentauflagen, die an Zentralamazonien erinnern.

Die Öffnung des Amazonasbeckens zum Atlantik gewährt dem Passatwind Zugang bis zu den Anden und ermöglicht auf einer Fläche von ca. 6 Mio km^2, die im Nordwesten in das Einzugsgebiet des Orinoco und im Südwesten in das des Paraná reicht, ein mehr oder weniger dauerfeuchtes Klima, so daß sich hier das größte geschlossene tropische Regenwaldgebiet entwickeln konnte. Über dem eigentlichen amazonischen Tiefland nimmt die Höhe des Niederschlages von Südosten nach Nordwesten zu und seine saisonale Verteilung schwächt sich ab, während sie sich besonders nach Norden und nach Süden auf den Schilden erhöht. Im Zentrum des Gebietes liegt die Regenmenge bei ca. 2500 mm. Inzwischen weiß man, daß etwa die Hälfte des Wassers der Niederschläge aus der Landschaft stammt, auf die sie niedergehen (Salati 1978) (Abb. 1). Eine großflächige Degradierung der Evapotranspirationsfläche durch Vernichtung des Waldes, wie dies inzwischen vielerorts zur Anlage von Viehweiden durchgeführt wird, dürfte erhebliche Klimaveränderungen nach sich ziehen.

Die zentralamazonische Niederung oder „terra firme" ist mit immergrünem Tieflandsregenwald bedeckt. Im Westen geht er in Bergregenwälder über; auf den Schilden in halb-laubabwerfende Regenwälder, die zur Peripherie hin zunehmend von Savannen durchsetzt sind und im Süden und Südosten an den Cerrado grenzen (vgl. Seibert 1983, Klinge 1983) (Abb. 2, 4).

Der großräumige topographische Aufbau, die klare geologische Gliederung und die äquatoriale Lage mit dem mehr oder weniger saisonalen, humiden Klima gestatten eine ökologische Untergliederung des Großraums in vier geochemische Provinzen: In Zentralamazonien, in das nördliche und südliche sowie das westliche Randgebiet. Das nördliche und das südliche Randgebiet umfassen das amazonische Einzugsgebiet der Schilde. Sie sind dank ihrer vergleichbaren geologischen Ausstattung und ihrer spiegelbildlichen Lage beiderseits vom mittleren und unteren Amazonas einander ähnlich. Das westliche Randgebiet gliedert sich auf in ein breites andines Vorland, das von Sedimenten aus dem Andenraum aufgeschüttet worden ist und in die Überschwemmungstäler des Amazonas und seiner großen andinen Zuflüsse, die Zentralamazonien korridorartig durchschneiden und bis zum Atlantik reichen (Abb. 3).

Die Kriterien für diese Gliederung liefert u. a. der Chemismus, der in den jeweiligen Regionen entstehenden Fließgewässer. Er spiegelt deutlich die Verfügbarkeit von löslichen Nährsalzen, insbesondere von Metallionen der Böden wider, die sie entwässern. Es zeigt sich, daß parallel zu dem topographischen Gefälle von der Peripherie des Einzugsgebietes des Amazonas, von den Quellgebieten seiner Zuflüsse bis hin in die tertiären Niederungen Zentralamazoniens ein geochemisches Gefälle besteht und Zentralamazonien selbst ein geochemisch extrem verarmter Großraum ist. Das geochemische Gefälle ist besonders stark ausgeprägt in Richtung vom Andenvorland zum Zentrum und wird leicht erkennbar, wenn man in Zentralamazonien die Bodenfruchtbarkeit der tertiären „terra firme", mit der der Várzea, dem rezenten Schwemmland des Amazonastales, vergleicht (Fittkau 1971, Klinge 1983, Irion 1976) (Abb. 9, 10).

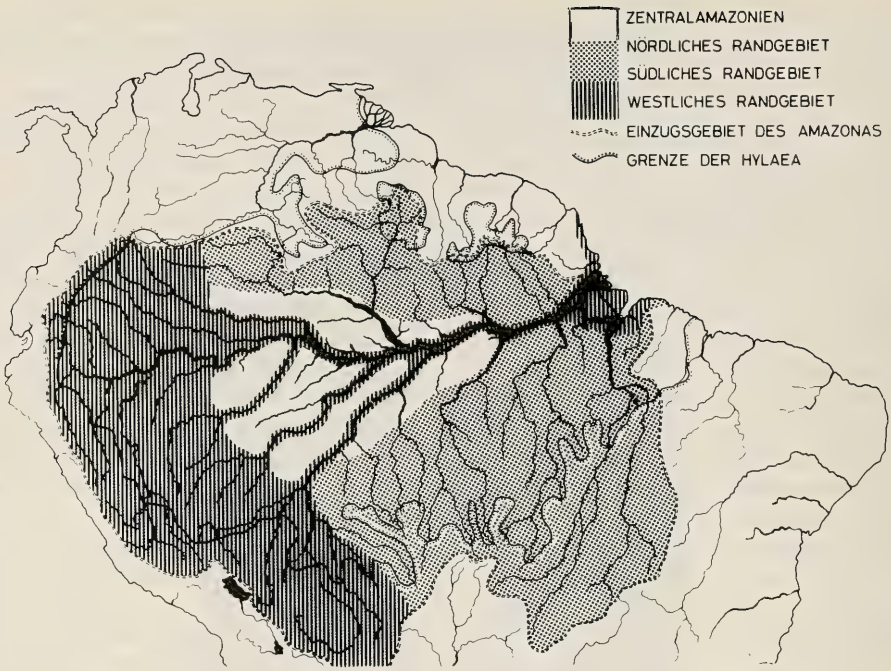


Abb. 3: Geochemische Gliederung des Amazonasgebietes (nach FITTKAU 1982).

	Zentralamazonien	Nördliche und südliche Randgebiete	Westliches Randgebiet
Geologie	Tertiäre Sedimente, Material von präkambrischen Schilden, bereits bei der Ablagerung stark ausgewittert	Präkambrische Schilde z. T. mit mesozoischen, tertiären und pleistozänen Auflagen, stellenweise Diabasdurchbrüchen	Tertiäre und pleistozäne Sedimente, schwach ausgewittertes Material heterogener Herkunft, u. a. vulkanisches und marines Sedimentgestein
Böden	extrem kaolinitisch, extrem nährstoffarme Oxysole, Podsole	kaolinitisch, mäßig nährstoffarm, auf Diabasdurchbrüchen nährstoffreiche Braunlehme	illitisch-kaolinitisch, relativ nährstoffreiche Braunlehme
Gewässer			
Mineralfracht	5 mg/l reich an Humussäuren	5 mg/l	20–300 mg/l
pH	3,7–5,5	5,5–6,5	6,8–7,2
μS_{20}	5–10	10–20	30–200
Ca mg/l	0,02	0,2–1,25	7–18
P (total) /l	2,5–13	3–27	30–100
Wassermolusken mit Kalkschalen	–	+	+

Abb. 4: Waldbedeckte „terra firme" Zentralamazoniens. Flughöhe ca. 1800 m.

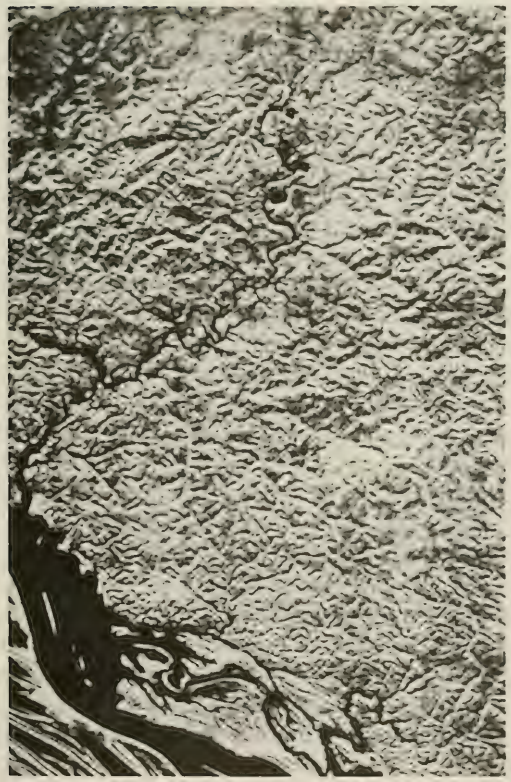


Abb. 5 und 6: Ausschnitte aus Radarkarten des brasilianischen Projeto Radam mit Gebieten Zentralamazoniens nördlich von Manaus. Links Rio Cuieiras mit seiner Einmündung in den Rio Negro, rechts ein Gebiet westlich davon.

Die Bäche, die die „terra firme" Zentralamazoniens entwässern, gehören zu den elektrolytärmsten Oberflächengewässern der Erde. In der anteilmäßigen Zusammensetzung ihrer Metallionen gleichen sie weitgehend dem Regenwasser jener Region. Ihr Gesamtgehalt an Metallionen ist nicht ganz doppelt so hoch wie im Regen des Gebietes selbst (Furch 1976; Furch & Klinge 1978; Furch, Junk & Klinge 1982). Da ca. 1000 mm, und somit knapp die Hälfte des regionalen Niederschlages, verdunsten, kann man das Wasser dieser Waldbäche als auf die Hälfte konzentriertes Regenwasser ansehen und die Fließgewässer Zentralamazoniens in gewisser Weise als Regengewässer bezeichnen. Der die geochemische Provinz Zentralamazoniens auszeichnende, extrem geringe Gehalt an Kalk und der gleichzeitig sehr hohe pH-Wert (3,7–4,5) scheinen ausschlaggebende ökologische Bedeutung zu haben, wie z. B. das dortige Fehlen kalkgehäusetragender Mollusken andeutet (Fittkau 1981). Auffallend hoch pflegt der Gehalt an gelösten Huminstoffen zu sein, die das Wasser braun färben und das sogenannte Schwarzwasser entstehen lassen.

Wie die Gewässer, so sind auch die Böden Zentralamazoniens durch einen extremen Kalkmangel ausgezeichnet. Ca-Ionen können dort nur in geringen Mengen in der Streuschicht, nicht aber im Mineralboden selbst nachgewiesen werden (Klinge 1976a, 1976b). Die Böden sind hochgradig ausgereift und besitzen keine Nährstoffreserven mehr in Form von noch verwitterbarem Restgestein. Sie bestehen aus den schon erwähnten, tiefgründigen, kaolinitischen Braunlehmen oder Oxysole, stellenweise aber auch aus Bleichsandböden oder Podsole. Vermutlich hat schon das Ausgangsgestein der Böden, entstanden aus bereits im Tertiär aufgearbeiteten und ausgewitterten Sanden und Tonsedimenten, überwiegend kristalliner Herkunft, dazu beigetragen, daß Zentralamazonien zu dem wohl geochemisch ärmsten Großraum der Erde geworden ist (Abb. 5, 6).

Die Zentralamazonien einschließenden Randgebiete weisen, wie schon betont wurde, eine allgemein günstigere und insbesondere zur Peripherie bzw. zu den montanen Quellgebieten der Zuflüsse hin sich weiter verbessernde geochemische Grundsituation auf. In dem nördlichen und südlichen Randgebiet sind die chemischen Voraussetzungen der Böden und Gewässer nicht vergleichbar homogen wie in Zentralamazonien. Palaeozoische und mesozoische Sedimente, vielfach mariner Herkunft, und auch Diabase decken in einigen Gegenden die kristallinen Formationen ab und stellen nährsalzreicheres Ausgangsgestein für die Bodenbildung dar, als die sonst anstehenden Granite und Gneise. An geeigneten Stellen finden sich außerdem auf tertiären und quartären Sedimenten Böden und Gewässer, die denen Zentralamazoniens weitgehend gleichen. Die Bäche und Flüsse haben in der Regel einen höheren pH-Wert und eine höhere Leitfähigkeit als in Zentralamazonien. Braunfärbung durch Huminsäuren tritt selten auf. Die großen Fließgewässer können, z. T. jahreszeitlich bedingt, beträchtliche Schwebfracht mit sich führen und zu saisonalen Weißgewässern werden. Dort, wo geeignetes Substrat vorhanden und ausreichend Licht gegeben ist, entwickelt sich submerse Vegetation, die in Zentralamazonien fehlt. In Bächen mit dichtem Pflanzenbestand kann allerdings die chemische Analyse äußerst niedrige Leitfähigkeitswerte und extremen Kalkmangel anzeigen, weil das gesamte Nährstoffangebot von den Organismen ständig aufgenommen und gebunden wird.

Besonders günstige geochemische Bedingungen bietet das westliche Randgebiet mit seinen jungen Sedimenten im unmittelbaren Andenvorland. Sie sind aber auch weiter von dort entfernt gegeben, wo spättertiäre, z. T. marin beeinflußte Formationen anstehen. Die von den Anden kommenden Flüsse führen meist ganzjährig eine hohe Schwebstoffracht, mit der sie im Bereich ihrer Überschwemmungstäler ständig neue fruchtbare Böden aufbauen und auch wieder abtragen. Der Amazonas hat sich in die zentralamazonische tertiäre Formation ein Tal von 50 bis 100 km Breite geschnitten, in dem im jährlichen Wechsel von Hoch- und Niedrigwasser Sedimente deponiert und auch wieder erodiert werden. Die Leitfähigkeit seines Wassers sinkt dabei vom Fuß der Anden bis zum Mündungsgebiet durch die Verdünnung mit Regen und nährstoffarmen Zuflüssen auf weniger als die Hälfte. Je nach dem Grad der Versorgung mit jüngeren Sedimenten und der Qualität der bereits anstehenden, können auch im westlichen Randgebiet die geochemischen Bedingungen variieren. Im allgemeinen dürften sie aber stets günstiger ausfallen als in den übrigen Provinzen Amazoniens. So können z. B. zwischen den langgestreckten Sedimentationsfächern der weißwasserführenden, andinen Abflüsse weite Gebiete ver-

sumpft sein und zur Bildung von Schwarzwasser führen, wie dies auch auf den Schilden möglich ist. Der hohe Gehalt an Huminstoffen ist dort dann jedoch nicht mit extremer Elektrolytarmut wie in zentralamazonischen Gewässern gekoppelt.

Zur Struktur und Funktion amazonischer Ökosysteme

Das Großbiom Hylaea, amazonische Regenwaldlandschaft, gliedert sich in zwei eng miteinander verflochtene Systemkomplexe: die Wälder und die Fließgewässer. Beide können regional sehr unterschiedliche, vom Standort bzw. Einzugsgebiet bedingte Ökosysteme umfassen, z. B. die Hochwälder der nicht überschwemmbaren „terra firme" und die von ihnen eingeschlossenen Baumsavannen, ferner die Vielzahl der Bäche, Flüsse und Ströme unterschiedlicher Einzugsgebiete mit ihren Überschwemmungswäldern. Ein Fließgewässer steht, solange es noch klein ist, in einem engen Beziehungsgefüge zu dem ihn umgebenden Wald. Das Einzugsgebiet ist entsprechend begrenzt und seine Vegetationsdecke weitgehend homogen ausgebildet. Je größer ein Fluß wird, um so mehr löst er sich aus dem Systemkomplex Wald heraus und baut sich in seinem Überschwemmungstal ein eigenes, immer vielgestaltiger und selbständiger werdendes Ökosystem auf, das sich schließlich, wie beim Amazonas, als ein eigenes Biom auffassen läßt.

Im folgenden soll am Beispiel eines kleinen zentralamazonischen Baches und des in seinem Einzugsgebiet stehenden Hochwaldes versucht werden, einen allgemeinen Einblick in die Struktur und die Funktion beider Ökosysteme zu vermitteln. Es wurde bereits dargestellt, daß die Wälder Zentralamazoniens auf extrem nährstoffarmen, unter feuchttropischen Bedingungen ausgereiften Böden stehen und die dortigen Bäche schwach konzentriertes Regenwasser führen. Geht man von der zwingenden Annahme aus, daß solch eine eingeebnete geochemische extrem verarmte Großlandschaft zugleich eine gealterte und ausgereifte Tropenlandschaft darstellt, die nur unter äquatorialen Klimabedingungen entstehen konnte, darf man erwarten, daß die dortigen Ökosysteme besonders typisch „tropisch" geprägt sein werden, d. h. sie müssen in ihrer Struktur und Funktion von Prinzipien bestimmt werden, die nur unter derartig voll entfalteten tropischen Bedingungen wirksam sein können.

Die beiden herangezogenen Systeme, der Wald und der Bach, unterscheiden sich ganz wesentlich in ihren Strukturelementen. Im Wald dominieren die Pflanzen, im Bach die Tiere. Im Wald spielen die Tiere anteilmäßig an der Biomasse eine vergleichbar untergeordnete Rolle wie die Pflanzen im Bach. Der Wald ist ein autotrophes Ökosystem, das neben der Lichtenergie der ständigen Zufuhr von Wasser und Nährsalzen bedarf. Der Bach ist ein heterotrophes Ökosystem, in das zwar kinetische Energie des Fließwassers eingeht, das seine Funktionsenergie aber aus organischen Stoffen bezieht, die im Wald entstanden sind. In beiden Systemen nimmt eine noch nicht befriedigend überschaubare mikrobiologische Komponente aus Bakterien und wohl vor allem aus Pilzen eine entscheidende Schlüsselrolle ein. Im Wald wirkt sie mit bei der Bereitstellung von Nährsalzen für die Pflanzen, im Wasser bei der Aufbereitung der Nahrung für die Tiere (Abb. 7, 8).

Auffallendes Kennzeichen des zentralamazonischen Hochwaldes ist seine extrem große Artenvielfalt an Bäumen und baumgartigen Gewächsen bei gleichzeitig hoher Diversität, d. h. es treten keine besonders dominierenden Arten auf. Genaue Erhebungen ergaben, berechnet auf eine Fläche von 1 ha, ein vielgestaltiges Gemisch von mehr als 500 Arten Bäume, Palmen und Lianen. Es ist das Mehrfache, was man aus den Wäldern der amazonischen Randgebiete oder anderer tropischer Regionen kennt (Klinge 1973a, Klinge 1983). Die Biomasse ist dagegen nicht besonders bemerkenswert groß. Die faunistische Diversität der Bäche liegt trotz sehr geringer Biomasse ebenfalls sehr hoch. Schätzungen ergaben für einen Bachabschnitt von ca. 3 km Länge, was einer Bachfläche von etwa 1 ha entspricht, wenigstens 500 verschiedene Arten von Tieren: Reptilien, Fische, Krebse, Milben, Wurmartige und vor allem ein Heer von Insekten und Insektenlarven (Fittkau 1982).

Bei der Gegenüberstellung von Wald und Bach wird, so will es scheinen, das wesentliche ökologische Grundprinzip der feuchten Tropen deutlich: Die optimale Anpassung an den anhaltenden Mangel

Abb. 7 und 8: Bäche der „terra firme" Zentralamazoniens. Oben Oberlauf, unten Mittellauf des Baches.

Abb. 9: Ufer des Rio Negro (Schwarzwasserfluß) dicht oberhalb von Manaus bei Niedrigwasser. Die Böschung wird von tiefgründigen Böden und tertiärem Sediment gebildet. Nährstoffarmut des Wassers und des Gesteins verhindern das Wachstum einer Ufervegetation.

Abb. 10: Ufer des Rio Madeira (Weißwasserfluß) bei Hochwasser mit Várzeawald auf dem Uferdamm und vorgelagert schwimmende Wiesen.

an Nährstoffen für die Vegetation und von Nahrung für die Tierwelt. Diese Begrenzung ist der amazonischen Landschaft direkt bzw. indirekt vom großen Kreislauf des Wassers aufgezwungen worden, dem sich zwar nach BLUNTSCHLI, wie eingangs zitiert, „nichts Totes und nichts Lebendiges" entziehen kann, der aber gleichzeitig dennoch für Pflanzen und Tiere seit Jahrmillionen überaus günstige Umweltbedingungen geschaffen hat und erhält. Das feuchttropische Klima garantiert das Jahr über gleichmäßige Feuchtigkeit und Wärme. Die tiefgründigen Lehmböden bieten den Wurzeln der Bäume ein festes, gut durchlüftetes und hinreichend wasserspeicherndes Substrat. Boden und dichte Vegetationsdecke sorgen für einen ausgeglichenen Wasserhaushalt und eine gleichmäßige Wasserführung der Urwaldbäche, deren Wassertemperatur um 24° liegt und im Jahresgang und Tagesgang maximal um 1°C abweicht (FITTKAU 1967).

Da der Untergrund des Waldes als Lieferant für Nährstoffe ausscheidet, kann der unvermeidliche Austrag aus dem System über das Sickerwasser nur von außen her über das begrenzte Angebot aus dem Regen ergänzt werden. Da der Mangel an Licht und an Nährsalzen eine autochthone pflanzliche Produktion im Bach weitgehend ausschließt, muß die Nahrungskette sich dort auf allochthonem organischen Material aufbauen, das in den Bach fällt. Ebenso mengenmäßig festgelegt, wie das Nährstoffangebot im Regen pro Flächeneinheit im Jahresverlauf ist, ist auch die durchschnittliche Quantität an Blättern, Holz, Pollen, Früchten, Insekten und anderen Tieren, die der Bach erhält.

Mit dem Regen gehen z. B. in Zentralamazonien im Laufe eines Jahres auf einen Hektar ca. 3,6 kg Kalk, 10 kg Stickstoff und 0,28 kg Phosphat nieder (ANONYM 1972). Im gleichen Zeitraum erhält dort ein Bach, über dem sich die Baumkronen noch schließen, pro m^2 ca. 10 kg „Laubstreu" (vgl. KLINGE 1973b, 1977).

Die Kontinuität der zentralamazonischen Ökosysteme über große Zeiträume hinweg zeugt dafür, daß es fortdauernd gelingt, das allochthon angebotene Material in der erforderlichen Weise zurückzuhalten und zu nutzen. Darüber hinaus muß es dem Wald möglich sein, dem System alle lebensnotwendigen Nährstoffe zu erhalten, die bei der Remineralisierung des anfallenden, abgestorbenen Materials frei werden. Der Bach andererseits scheint es zu erreichen, daß auch die in ihm aufgewachsenen Organismen, ob lebend oder tot, nicht aus dem System verdriften und den Nahrungsketten erhalten bleiben.

Die Mechanismen, die die Ökosysteme entwickelt haben, um die Nähr- bzw. Nahrungsstoffe im „großen Wasserkreislauf" zurückzuhalten, zwingen das Bild eines biologischen Filters auf, der hier wirksam ist (FITTKAU 1970). Es ist naheliegend, die ungewöhnlich hohe Artendiversität Amazoniens mit diesem Filtermechanismus in Verbindung zu bringen und somit die große Artendichte als direkte Anpassung an den Nährstoffmangel im Wald bzw. den Nahrungsmangel im Bach zu deuten. Dafür spricht die Vorstellung, daß mit wachsender Artendichte der Filter dichter und wirksamer werden muß, weil sich jede Art von einer anderen, oft auch nur in geringer Weise in ihren physiologischen Ansprüchen und Leistungen ebenso wie in ihren tages- und jahreszeitlichen biologischen Aktivitätsphasen mit Sicherheit unterscheidet. Die Summe dieser artlichen Unterschiede dürfte die Voraussetzung für die allzeitige Funktionsfähigkeit dieses Filters, sowohl im internen Nährstoff- bzw. Nahrungskreislauf als auch gegenüber den allochthonen, von außen an das System herangetragenen Stoffen sein.

Im Artenreichtum eines Lebensraums eine Anpassung an den Mangel von Nährstoffen und Nahrung zu sehen, mag paradox erscheinen. Zwar ist es eine alte ökologische Erfahrung, daß, wenn beides im Übermaß vorhanden ist, die Artenzahl, nicht aber die Individuendichte, sehr niedrig zu sein pflegt (THIENEMANN 1918). Artenvielfalt wurde bisher meist mit Struktur- und Nischenreichtum in einem Ökosystem gleichgesetzt. Der zentralamazonische Wald und auch der Bach unterscheiden sich darin aber nicht von Wäldern und Fließgewässern geochemisch günstigerer Gebiete mit auffallend geringerer Diversität. Voraussetzung für das Nebeneinander der vielen Arten sowohl auf dem Land als auch im Wasser, scheint das zwar kontinuierlich gegebene, aber doch sehr begrenzte Angebot an Nährstoffen bzw. Nahrung zu sein, das keiner Art besondere Vorteile ermöglicht. Weitere Regelmechanismen dürften u. a. in einem sehr angespannten Räuber-Beute-Verhältnis gegeben sein, das charakteristisch für ausgereifte Ökosysteme ist (FITTKAU 1973, LOWE-MCCONNELL 1964). Pflanzenräuber sind im Sinne von JANZEN (1970) auch Pilze, Bakterien und Viren.

Abb. 11 und 12: Eine mit ihren Blattspreiten Laubstreu sammelnde Palme Patauá *(Jessenia bataua)* auf extrem nährstoffarmen Böden Zentralamazoniens. Die Blätterkrone (oben) ragt über die übrigen Bäume hinweg. In den Blattachseln bildet sich Humus, der den Stamm umgibt. Durchmesser des Stammes ca. 80 cm.

Eine Reihe von Strategien zeichnen sich in den Ökosystemen ab, diesen biologischen oder ökologischen Filter wirksam zu gestalten und sparsam mit den zur Verfügung stehenden Stoffen umzugehen. Das Regenwasser, das schließlich am Boden ankommt, weist einen völlig anderen Chemismus auf, als beim Eintreffen auf dem Kronendach. Vielfältige Austauschvorgänge konnten sich auf dem Weg zum Boden im Kontakt mit den Blättern und den die Blätter teilweise bedeckenden Epiphyllen, wie Moosen, Flechten und Algen, vollziehen (Herrera et al. 1978a, 1981, Jordan et al. 1979). Man kennt auch sehr genau den Aufbau der Wurzelsysteme, von denen das Feinwurzelwerk in den oberen 15 bis maximal 30 cm konzentriert ist und direkt in die darüberliegende Streuschicht mit ihren dünnen Rohhumuslagen hineinwächst (Klinge 1973b, 1976b). Bei der Zersetzung der Streu, die sich innerhalb von sechs Wochen vollziehen kann, ist die Bodenfauna nicht direkt beteiligt. Die Pflanzen bauen in den Blättern vor dem Abwerfen alle noch verwertbaren Zellsubstanzen ab. Die verbleibenden Lignine und anderen hochmolekularen Inhaltsstoffe sind nur noch von Pilzen aufschließbar, die dann einer schwach ausgebildeten Bodenfauna zur Nahrung werden können (Stark & Jordan 1978, Herrera et al. 1977, 1978b). Die im dauerfeuchten und warmen, sauren Bodenstreubereich überaus formenreich entfalteten Mycorrhizapilze halten, wie überzeugend nachgewiesen werden konnte, den Nährstoffkreislauf vom abgeworfenen Blatt bis zu den Feinwurzeln perfekt geschlossen (vgl. hierzu Klinge 1983, dort weiterführende Literatur). Eine Reihe von Pflanzen erreichen durch ihre Wuchsform, daß sich in ihren Blattachseln „Laubstreu" ansammelt, dort verrottet und zu eigenem Nährboden wird. Es sind dies vor allem Bromelien, aber auch Palmen, Araceen, Orchideen und Farne (Abb. 11, 12). Beim Aufbau sogenannter Blumengärten (Ule 1905) schaffen Ameisen das notwendige erdige Substrat auf den Bäumen zusammen. Samen und Früchte werden sparsam ausgegeben und wie die Blätter durch eingelagerte Stoffe mechanisch oder chemisch vor Fraß geschützt. Der Artenreichtum der Fauna ist zwar groß, ihr Biomasseanteil, wie schon erwähnt, sehr gering. Große Tiere sind selten im Wald. Das Nahrungsangebot ist so unzureichend, daß sie nur in äußerst geringer Bestandsdichte oder in Gruppen nomadisierend überleben können (Fittkau 1982, Reichholf 1983). Arten- und auch individuenmäßig sind alle jene Tiergruppen, meist Insekten, reich entfaltet, denen wichtige Aufgaben im Ökosystem z. B. bei der Bestäubung der Blüten und vor allem beim Abbau des Totholzes zukommen. Die Kontrolle der Termiten und anderer Holz- und Pilzfresser übernimmt wiederum ein sehr diverses Räuberaufgebot, das von Ameisen bis zu hochspezialisierten Wirbeltieren, wie den Ameisenbären reicht.

Ähnlich wie im Wald hat sich auch im Bach mit seiner hohen Artendichte ein doppelt wirksames, ökologisches Filtersystem ausgebildet; hier allerdings zum Auffangen von allochthoner Nahrung aus dem Wald und darüber hinaus zum Zurückhalten der im System selbst produzierten Organismen. Auch dort garantiert eine Vielzahl ähnlicher Lebensformtypen verschiedener Tiergruppen, daß allgegenwärtig im Tages- und Jahresgang eine maximale Nutzung aller Resourcen gewährleistet und die fließwasserbedingten Verluste eng begrenzt bleiben.

Allochthones organisches Material, wie die Blüten, Pollen, Früchte, Samen und Tiere, die auf das Wasser fallen, kann sofort, meist von Fischen, in das System aufgenommen werden. Es ist mit den gelösten Stoffen des Regens vergleichbar, die der Wald erhält. Die zweite Komponente, die Blätter und das Holz, wird erst nach mikrobiologischem Aufschluß in Form von Pilzsporen, Hyphen und Bakterien und gelösten Salzen der Tierwelt zugänglich. Vergleichbares bezogen auf die Vegetation vollzieht sich, wie dargestellt, durch den Wald. Die organismischen Partikel werden z. T. aus dem fließenden Wasser mit feinsten Netzen, gebaut von Larven der Trichopteren oder Dipteren oder von anderen Filtereinrichtungen wieder gewonnen oder von anderen Organismen dort aufgenommen, wo sie in lenitischen Bereichen zur Sedimentation gekommen sind (Sattler 1963). Die im Bachsystem sich neu aufbauende organische Substanz akkumuliert sich wiederum in den zahlreichen räuberischen Elementen der Endglieder der Nahrungskette. Bei allen Stoffwechselvorgängen der Bakterien, Pilze und Tiere werden ständig gelöste, anorganische und organische Stoffe an das Wasser abgegeben und von der lebenden Oberfläche anderer Organismen selektiv auch wieder aufgenommen. Die engen Beziehungen, die zwischen Wald und Bach bestehen, werden sichtbar an den häufig von der Wand des Bachbettes in langen Bärten in das Wasser wachsenden, fein verzweigten Wurzelsystemen der Uferbäume. Sie schie-

ben sich offensichtlich in das Wasser, um dort einen Teil der beim Stoffwechsel der Tiere freiwerdenden Salze aufzunehmen. Auf der anderen Seite bilden die Wurzeln ein ausgezeichnetes Substrat, u. a. für die vielen Nahrung filtrierenden Insektenlarven, für die sich im sonst sandigen Bachbett nur noch auf Holz Fixierungsmöglichkeiten anbieten.

Erweitert sich allmählich der Bach zu einem Fluß, verringert sich rasch die Artenvielfalt und auch die Biomasse des sich wandelnden Ökosystems. Das Gewässerbett wird einförmiger. Lenitische Gewässerabschnitte, etwa vor Schwemmholz und Blätterpackungen, wo sich die mikrobiologischen Abbauvorgänge vollziehen können, verschwinden. Die Zufuhr allochthonen Materials verringert sich pro Flächeneinheit; das biologische Filter wird immer weitmaschiger.

Ähnlich wie beim Übergang vom Bach zum Fluß sinkt die Diversität der Waldvegetation sofort ab, wo der Boden nicht mehr die sonst ihm eigenen Qualitäten aufweist. Der Abfall vollzieht sich bereits dort, wo das Hochwasser der Flüsse periodisch den Boden zu naß werden läßt oder wo der Lehmboden in Podsole übergeht, die während der niederschlagsarmen Jahreszeit stark austrocknen. Auf den Podsol-Böden hat sich ein anderes Waldökosystem mit anderen Anpassungen ausgebildet, wie z. B. dikken Wurzelbeständen, mit denen die Bäume wohl nicht nur Nährstoffe, sondern auch Wasser speichern können (Klinge 1976b).

Wie schon an anderer Stelle betont wurde, verringert sich die Artenvielfalt auch in den Tieflandsregenwäldern der amazonischen Randgebiete auffällig, die auf gut durchlüfteten und gut durchfeuchteten Braunlehmböden stehen und geochemisch nicht vergleichbar so stark verarmt sind wie die Zentralamazoniens. Die Diversität scheint besonders niedrig auf Böden, gebildet auf Diabasdurchbrüchen, zu sein. Hier dominieren dann nur noch wenige Baumarten, wie z. B. die Paranuß *(Bertholletia excelsa)*. Ganz allgemein werden mit gesteigerten Nährstoffreserven im Boden die Samen und Früchte der Bäume zahlreicher, größer und auch zunehmend genießbarer für Tier und Mensch. Die Zahl der vegetabilisch sich ernährenden Tierformen nimmt sichtbar zu, mit ihr auch die ihrer Feinde. Wie im Wald vergrößert sich auch in den Bächen und Flüssen die Biomasse der Fauna. Unter den günstigen Ernährungsbedingungen hat sich seit altersher in der Peripherie des amazonischen Raumes, insbesondere im Andenvorland, auch die indianische Bevölkerung in das Biom Regenwald dauerhaft einfügen können. In Zentralamazonien war dies nur in den Tälern der aus den Randgebieten kommenden Flüsse möglich. Das zentralamazonische Hinterland war für diese Bevölkerung nur ein saisonmäßig genutztes Sammel- und Jagdgebiet.

Schlußbemerkung

Das angedeutete ökologische Beziehungsgefüge, das seit hundert Jahrmillionen in den amazonischen Wäldern und Gewässern eine hochdifferenzierte Lebensgemeinschaft erhält, mag erkennen lassen, daß eine wirtschaftliche Nutzung dieses Großraumes durch den Menschen, wie sie in jüngster Zeit zu erzwingen versucht wird, äußerst fragwürdig ist und unterbleiben sollte. Eine land- und forstwirtschaftliche Dauernutzung der dortigen Regenwaldböden muß unrentabel bleiben, weil jene nicht ausreichend oder gar keine Nährstoffe zu speichern vermögen. Ohne natürliche Waldbedeckung degenerieren die Regenwaldböden rasch, weil sich unter den feuchttropischen Bedingungen nahezu keine Humusschicht ausbildet. Der offen anstehende Mineralboden ist stark erosionsgefährdet und versandet sofort oberflächlich. Auch in forstlichen Monokulturen dürften sich dauerhaft keine ausgewogenen chemischen und bodenbiologischen Verhältnisse einstellen können. Schon jede vorhergegangene kurzfristige Entwaldung mag irreparablen Schaden an der Mikroflora und Fauna der Böden einleiten. Eine natürliche Wiederaufforstung großer Flächen muß Jahrhunderte beanspruchen und kann nur möglich sein, wenn genügend Restwälder verblieben sind.

Für eine kurzfristige Nutzung ist in jedem Fall der Preis zu hoch, den die Natur zu zahlen hat. Insbesondere in Zentralamazonien sollte jede wirtschaftliche Erschließung und Nutzung unterbleiben, die den ursprünglichen Waldbestand verändert oder vermindert. Die dort seit altersher kleinflächig von

einer sehr geringen Bevölkerung nach indianischem Vorbild durchgeführte Brandrodung erbringt meist nur eine einzige Ernte von Mandiok, Ananas und Zuckerrohr und diese erst nach zwei Jahren. Mais, Bohnen, Süßkartoffeln oder Bananen lassen sich dort überhaupt nicht anbauen. Ebenso deutet alles darauf hin, daß es unmöglich ist, längerfristig nutzbares Weideland auf abgebrannten Waldgebieten zu erhalten. Selbst die landwirtschaftliche Nutzung der zentralamazonischen Várzea, das Schwemmland des Amazonas, ist problematisch geworden, seit man weiß, daß die Várzeawälder, die den Anbauflächen weichen müssen, mit ihren Samen und Früchten den Fischen des Stromes einen wesentlichen Teil ihrer Nahrung liefern.

Es hat seinen tiefen, ökologisch bedingten Grund, daß die amazonischen Wälder bis heute noch nicht vom Menschen wirklich erschlossen und in eine Kulturlandschaft umgewandelt worden sind. Und es sind auch ökologische Ursachen, die Amazonien nicht zu einem Holz-, Kakao- oder Gummiexportgebiet bisher haben werden lassen. Jede Zerstörung der natürlichen Vegetationsdecke Amazoniens vernichtet Ökosysteme, die zu den artenreichsten und am kompliziertesten strukturierten gehören, die wir kennen. Sie zieht nach sich eine irreversible Degradation der Landschaft mit vermutlich globalen Auswirkungen für eine auf den Menschen bezogene Zeitspanne. Sie bedeutet den Tod für ein noch unüberschaubares Heer von Pflanzen- und Tierarten, also die Ausrottung eines wesentlichen Teils der Schöpfung, was sich der Mensch nicht anmaßen sollte. Es kann nur zu seinem Schaden sein.

Literatur

ANONYM 1972: Regenwasseranalysen aus Zentralamazonien, ausgeführt in Manaus, Amazonas, Brasilien, von Dr. Harald UNGEMACH. – Amazoniana **3:** 186–198

BATES, H. W. 1863: The naturalist on the River Amazons. – London, J. Murray, 394 p.

BLUNTSCHLI, H. 1921: Die Amazonasniederung als harmonischer Organismus. – Geogr. Z. **27:** 49–67

BRÜNIG, E. F. & H. KLINGE 1975: Structure, functioning and productivity in humid tropical forest ecosystems in part of the neotropics. – Mitt. BFH Reinbek **109:** 87–116

CRUELS, G. 1930: A Amazônia que Eu vi – Rio de Janeiro.

— — 1942: Hyléa Amazônica – Rio de Janeiro.

FITTKAU, E. J. 1967: On the Ecology of Amazonien rain-forest streams. – Atas do Simposio sobre a Biota Amazônica **3** (Limnologia): 97–108

— — 1970: Role of the caimans in the nutrient regime of mouthlakes of Amazon affluents (an hypothesis). – Biotropica **2:** 138–142

— — 1971: Ökologische Gliederung des Amazonasgebietes auf geochemischer Grundlage. – Münster. Forsch. Geol. Paläont. **20/21:** 35–50

— — 1973: Artenmannigfaltigkeit amazonischer Lebensräume aus ökologischer Sicht. – Amazoniana **4:** 321–340

— — 1974: Zur ökologischen Gliederung Amazoniens I. Die erdgeschichtliche Entwicklung Amazoniens. – Amazoniana **5:** 77–134

— — 1981: Armut in der Vielfalt. – Amazonien als Lebensraum für Weichtiere. – Mitt. Zool. Ges. Braunau **3,** 329–343

— — 1982a: Der tropische Regenwald – Kulturraum und Rückzugsgebiet des Menschen. – In Kindlers Enzyklopädie „Der Mensch" **2.** Band: 451–490

— — 1982b: Struktur, Funktion und Diversität zentralamazonischer Ökosysteme – Arch. Hydrobiol. **95:** 29–45

— — & H. KLINGE 1973: On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain-forest ecosystem. – Biotropica **5:** 2–14

— — , U. IRMLER, W. JUNK, F. REISS & G. W. SCHMIDT 1975: Productivity, biomass and population dynamics in Amazonian water bodies. – In: GOLLEY, F. B. & E. MEDINA (eds.), Tropical Ecological Systems. Trends in Terrestrial and Aquatic Research. Springer Verlag, New York, Heidelberg, Berlin: 289–311

FURCH, K. 1976: Haupt- und Spurenmetallgehalte zentralamazonischer Gewässertypen. – Biogeographica **7:** 27–43

— — & H. KLINGE 1978: Towards a regional characterisation of the biogeochemistry of alkali- and alkali-earth metals in Northern South America. – Acta Cient. Venezolana **29:** 434–444

— — , W. J. JUNK & H. KLINGE 1982: Unusual chemitry of natural waters from the Amazon region. – Acta Cient. Venezolana **33:** 269–273

GOODLAND, R. & H. S. IRWIN 1975: Amazon jungle: Green hell to red desert? – Elsevier, Amsterdam.
HERRERA, R., T. MARINA, N. STARK & C. JORDAN 1977: Nutrient recycling by endomycorrhiza in an Amazonian rain-forest: first evidence. – Paper presented to IV. Int. Symp. Trop. ecol., Panama, 1977.
— — , R., C. F. JORDAN, H. KLINGE & E. MEDINA 1978a: Amazon ecosystems. Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. – Interciencia **3:** 223–232
— — , T. MERIDA, N. STARK & C. F. JORDAN 1978b: Direct phosphorus transfer from leaf litter to roots. – Naturwiss. **65:** 208–209
— – , E. F. JORDAN, E. MEDINA and H. KLINGE 1981: How human activities disturb the nutrients cycles of a tropical rainforest in Amazonia. – Ambio **10:** 109–114
HOPP, W. 1954: Amazonien, Atlantis der Zukunft. – Safari-Verl. Berlin.
IRION, G. 1976: Mineralogisch-geochemische Untersuchungen an der pelithischen Fraktion amazonischer Oberböden und Sedimente. – Biogeographica **7:** 7–25
JANZEN, D. H. 1970: Herbivores and the number of the species in tropical forests. – The Amer. Natural. **104:** 501–528
JORDAN, C. F., F. GOLLEY, J. D. HALL & J. HALL 1979: Nutrient scavenging of rainfall by the canopy of an Amazonian rain-forest. – Biotropica **12:** 61–66
— — & R. HERRERA 1981: Tropical rain forest: are nutrients really critical? – Am. Naturalist **117:** 167–180
LOWE-MCCONNELL, R. H. 1967: Speciation in tropical freshwater fishes. – Biol. J: Linn. Soc. **1:** 51–75
KLINGE, H. 1973a: Struktur und Artenreichtum des zentralamazonischen Regenwaldes. – Amazoniana **4:** 283–292
— — 1973b: Root mass estimation in lowland tropical rain forest of Central Amazonia. I.-Trop. Ecol. **14:** 29–38
— — 1976a: Nährstoffe, Wasser und Durchwurzelung von Podsolen und Latosolen unter tropischem Regenwald bei Manaus, Amazonien. – Biogeographica **7:** 45–58
— — 1976b: Bilanzierung von Hauptnährstoffen im Ökosystem tropischer Regenwald (Manaus) – Vorläufige Daten – Biogeographica **7:** 59–70
— — 1977: Preliminary data on nutrient release from decomposing leaf litter in an neotropical rain-forest. – Amazoniana **6:** 193–202
— — 1983: Wälder und Waldökosysteme Amazoniens. – Spixiana, Suppl. **9,** 87–101
— — & W. A. RODRIGUES 1968: Litter production in an area of Amazonian terra firme forest. I. – Amazoniana **1:** 287–302
— — & — — 1968: Litter production in an area of Amazonian terra firme forest. II. – Amazoniana **1:** 303–310
— — & — — 1971: Materia organica e nutrientes na mata de terra firme perto de Manaus. – Acta Amazonica **1:** 69–72
— — & E. J. FITTKAU 1972: Filterfunktionen im Ökosystem des zentralamazonischen Regenwaldes. – Mitt. dtsch. bodenk. Ges. **16:** 130–135
KOHLHEPP, G. 1983: Amazonien – Entwicklung wohin? – Zur Problematik regionaler Entwicklungsstrategien und räumlicher Erschließungsprozesse. – Spixiana, Suppl. **9:** 179–196
REICHHOLF, J. 1983: Analyse von Verbreitungsmustern der Wasservögel und Säugetiere in Südamerika. – Spixiana, Suppl. **9:** 167–178
SALATI, E., J. M. MARQUES & L. C.: B. MOLION 1978: Origem e distribucaõ das chuvas na Amazônia. – Interciencia **3:** 200–206
SANCHEZ, P. A. 1976: Properties and management of soils in the tropics. – Wiley, New York, 619 p.
SATTLER, W. 1963: Über den Körperbau, die Ökologie und Ethologie der Larve und Puppe von Macronema Pict. (Hydropsychidae). – Arch. Hydrobiol. **59:** 25–60
SIOLI, H. 1954: Betrachtungen über den Begriff der „Fruchtbarkeit" eines Gebietes anhand der Verhältnisse in Böden und Gewässern Amazoniens. – Forsch. und Fortsch. **28:** 65–72
— — 1968: Zur Ökologie des Amazonias-Gebietes. In: FITTKAU, ILLIES, KLINGE, SCHWABE, SIOLI (eds.), Biogeography and Ecology in South America, Vol. I. – Monographiae Biologicae **18:** 137–170
— — 1983: Amazonien – Grundlagen der Ökologie des großen tropischen Waldlandes. – Wiss. Verlagsgesellsch. Stuttgart, 64 Seiten.
SEIBERT, P. 1983: Die Vegetationsgebiete des Reiseweges von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius aus heutiger Sicht. – Spixiana, Suppl. **9:** 63–80
STARK, N. & C. F. JORDAN 1978: Nutrient retention by the root mat of an Amazonian rain forest. – Ecology **59:** 434–437
THIENEMANN, A. 1918: Lebensgemeinschaft und Lebensraum – Naturwissenschaftliche Wochenschrift N. F. **17:** 282–290, 297–303

ULE, E. 1905: Blumengärten der Ameisen am Amazonenstrom. – In: KARSTEN, G. & SCHENK, H. (Hgb.) Vegetationsbilder. 3. Reihe **1:** Tafel 1–6, Fischer, Jena.

WALLACE, A. F. 1853: A narrative of travels on the Amazon and Rio Negro with an account of the native tribes and observations on the climate, geology, and natural history of the Amazon Valley. – London, Reeve and Co., 541 pp.

WEISCHET, W. 1980: Die ökologische Benachteiligung der Tropen. – Stuttgart 1977, 2. Auflage.

WENT, F. W. & N. STARK 1968: The biological and mechanical role of soil fungi. – National Acad. Proc. – Sci. **60:** 497–504

Anschrift des Verfassers:
Priv.-Doz. Dr. E. J. Fittkau, Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1b, D-8000 München 19

Teil III

Der wissenschaftliche Nachlaß von Dr. Johann Baptist Ritter von Spix in der Zoologischen Staatssammlung München, den Museen von Leiden und Neuchâtel

SPIXIANA	Supplement 9	221–223	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Liste des Typenmaterials der von J. B. v. Spix in Brasilien gesammelten Gastropoda

(Mollusca)

Von **Rosina Fechter**

Zoologische Staatssammlung München

List of the type-material of gastropods collected by J. B. von Spix in Brasil.

Die Gastropoda der Zoologischen Staatssammlung werden derzeit neu geordnet und aufgestellt, das Spix-Material ist daher nur schwer zugänglich und bedarf noch sehr zeitraubender Erschließungsarbeiten. Die eingehendere Behandlung der einzelnen Arten, sowie die zweifelsfreie Identifizierung der Typen muß deshalb auf einen späteren Zeitpunkt verschoben werden. Hier sei lediglich vermerkt, daß von Spix 64 Gastropodenarten gesammelt, abgebildet und benannt wurden. Sein Ko-Autor Wagner hat jedoch bereits einen Teil dieser Spix'schen Arten in die Synonymie verwiesen. Das Typus-Material ist nicht mehr vollständig vorhanden, da durch Kriegseinwirkung einiges verlorengegangen ist.

Angefügt ist eine Tabelle der Arten in der Bearbeitung von Spix und Wagner.

Bezeichnung der Art nach SPIX	Bezeichnung der Art in der Bearbeitung von WAGNER	Typus vorhanden
Ampullaria gigas SPIX	Ampullaria gigas SPIX	* ?
" zonata SPIX	" zonata WAGNER	*
" archimedes SPIX	" " "	
" olivacea SPIX	" olivacea SPIX	* ?
" quercina SPIX	" " "	
" papyracea SPIX	" papyracea SPIX	*
" rosea SPIX	" rosea SPIX	
" figulina SPIX	" lineata WAGNER	
" cyclostoma SPIX	" cyclostoma SPIX	*
Helix fasciolata SPIX	" crassa SWAINSON	
" lineata SPIX	" lineata WAGNER	*
" crassa SPIX	" crassa SWAINSON	
Helicina exumbilicata SPIX	" " "	
Bulimus terrestris SPIX	Bulimus corrugatus WAGNER	
" durus SPIX	" durus SPIX	
" fragilis SPIX	" hyalinus WAGNER	*

Bulimus virgatus SPIX	Bulimus angiostomus WAGNER	
" inflatus SPIX	" magus WAGNER	*
" perlucidus SPIX	" perlucidus SPIX	
" lituratus SPIX	" lituratus SPIX	
" vittatus SPIX	" vittatus SPIX	
" zebra SPIX	" zebra SPIX	
" lineatus SPIX	" lineatus SPIX	
" vitreus SPIX	" perlucidus SPIX	
" decapitatus SPIX	" decapitatus SPIX	
Achatina perversa SPIX	Achatina melanostoma SWAINSON	
Aylacostoma tuberculatum SPIX	Melania tuberculata WAGNER	
" glabrum SPIX	" scalaris WAGNER	
Achatina pavonina SPIX	Bulimus gallina-sultana LAMARCK	
" pulchella SPIX	" undatus BRUGUIÈRE	
" floccosa SPIX	" floccosus WAGNER	*
Columna maritima SPIX	" calcareus BRUGUIÈRE	
" gyrata SPIX	" " "	
" bulimea SPIX	" spixii WAGNER	*
" sylvatica SPIX	" sylvaticus WAGNER	
Lymnaeus papyraceus SPIX	Limnaeus papyraceus SPIX	
Strophocheilus haemastomus SPIX	Bulimus ovatus BRUGUIÈRE	
" almeida SPIX	" virgineus BRUGUIÈRE	
Auris melastoma SPIX	" melanostomus SWAINSON	
" signata SPIX	Auricula signata WAGNER	*
" vittata SPIX	" " "	
Stenostoma auritum SPIX	" leporis LAMARCK	
" puni SPIX	Bulimus angulatus WAGNER	
" capueira SPIX	" angiostomus WAGNER	
Clausilia exesa SPIX	Pupa exesa WAGNER	* ?
" striata SPIX	" striata WAGNER	
" sexdentata SPIX	" sexdentata WAGNER	
" pupoides SPIX	" inflata WAGNER	*
Pupa elatior SPIX	" elatior SPIX	
Navicula fasciata SPIX	Helix navicula WAGNER	*
Tomigerus clausus SPIX	" clausa WAGNER	
Helicina pyramidella SPIX	" pyramidella WAGNER	
" fasciata SPIX	Helicina variabilis WAGNER	
" flava SPIX	" " "	
Solarium serpens SPIX	Helix punctata WAGNER Helix pellis serpentis CHEMNITZ	
" candidum SPIX	" perspectiva WAGNER	*
" vitreum SPIX	" " "	
" imperforatum SPIX	" vitrina WAGNER	
" pygmaeum SPIX	" nana WAGNER	

Planorbis	ferrugineus SPIX	Planorbis	olivaceus	WAGNER	
"	olivaceus SPIX	"	"	"	*
"	nigricans SPIX	"	lugubris	WAGNER	
"	albescens SPIX	"	"	"	
"	viridis SPIX	"	"	"	*

Anschrift der Autorin:
Dr. Rosina Fechter, Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1b, 8000 München 19

SPIXIANA	Supplement 9	225–255	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Das Typenmaterial der von J. B. v. Spix in Brasilien gesammelten Unionacea

(Mollusca/Bivalvia).

Von **Rosina Fechter**

Zoologische Staatssammlung München

Abstract

The type specimen of 19 species of Unionacea, collected by J. B. von Spix and described by Spix and Wagner are reviewed. In most of the species it was possible to identify the holotype, in other cases lectotypes were designated. Comments are made on the condition of the material, labelling, systematic position and nomenclatorical status.

1. Herkunft des Materials und Bemerkungen zur Bearbeitung durch Spix und Wagner.

Das in der Zoologischen Staatssammlung München aufbewahrte Material wurde von J. B. v. Spix während seiner Reisen in Brasilien 1817–1820 gesammelt, von ihm in handkolorierten Lithographien abgebildet, die Arten benannt und mit einer kurzen, zweizeiligen Diagnose versehen J. A. Wagner hat in der endgültigen Fassung der Arbeit die Spix'sche Beschreibung ausführlich erweitert und komplettiert. Das Werk wurde 1827 von der Bayerischen Akademie der Wissenschaften herausgebracht.

Die Funde stammen aus 3 Gebieten:

1. dem Flußsystem Solimões – Japurá – Rio Negro (Solimões heißt der Abschnitt des Amazonas zwischen der Einmündung des Rio Javari und des Rio Negro); es ist der am weitesten nördlich gelegene Sammelbereich.

2. dem Rio Paraguaçu, Provinz Bahia

3. aus den Flüssen der Provinz Minas Gerais, vor allem dem Rio São Francisco; dem südlichsten der besammelten Gebiete.

In seiner Beschreibung hat Wagner – wie schon Ihering (1890) richtig bemerkt – offensichtlich nur die von Spix gefertigten Abbildungen zur Vorlage genommen und sich nicht, wie es unbedingt erforderlich gewesen wäre, auf das den Abbildungen zugrundeliegende Material gestützt. Möglicherweise sind so die immer wieder auftretenden Differenzen bei den Maßangaben zu erklären. Wagner hat auch nicht beachtet, daß bei den Lithographien die Schalenhälften spiegelbildlich vertauscht sind, wodurch sich Fehler in der Beschreibung beispielsweise der Bezahnung und dgl. eingeschlichen haben und

Ich bin meiner Mitarbeiterin Frau P. Schneider für ihre Hilfe beim Aufsuchen des typischen Materials zu Dank verpflichtet; Frl. M. Müller danke ich für die Anfertigung der photographischen Aufnahmen.

schließlich wurden sogar, was aber nicht der Spix'schen Abbildung, sondern der Leichtfertigkeit Wagner's anzulasten ist, Vorder- und Hinterende verwechselt.

Die im Wagner'schen Text genannten Maße gelten jeweils für das abgebildete Exemplar, Größenangaben für Paratypen bestehen nicht. Die Maße sind in poll. und lin. angegeben; poll. von lat. pollex, der Daumen. Die Umrechnungen in das metrische System ergeben, daß diesem Maß der damals gebräuchliche Pariser Schuh mit einer Länge von 325 mm zugrunde gelegen hat.

1 Schuh = 12 Daumen, 1 Daumen = 12 Linien; das ergibt für 1 poll. = 27 mm, für 1 lin. = 2,25 mm.

Als Länge bezeichnet Wagner den dorsoventralen Abstand, was in der heutigen Terminologie der Höhe entspricht; unter Breite versteht er den Abstand Vorder-Hinterende, was nunmehr mit Länge bezeichnet wird. Ich gebe bei der Abhandlung der einzelnen Arten die von Wagner angeführten Maße und ihre Umrechnung in Klammern an. Ich messe bei der Überarbeitung des Spix'schen Materials stets die maximale Länge und die maximale Breite, was – wie die Umrechnungen ergeben – im allgemeinen auch den Maß-Nahmen von Spix und Wagner entspricht. Ihering mißt offensichtlich nicht immer die maximale Höhe, worauf die gelegentlichen Differenzen mit meinen Höhenangaben zurückzuführen sind, wohingegen bei den Längen eine gute Übereinstimmung besteht. Die Messungen von Ihering sind allgemein nicht sehr genau, die Stellen hinter dem Komma fehlen grundsätzlich.

Bei seiner Überarbeitung hat Wagner einige der von Spix aufgestellten Arten als bereits bekannt ermittelt. Er zog die von Spix geschaffenen Genera *Diplodon, Triplodon* und *Tetraplodon* ein und stellte die Arten alle zu *Unio;* dem von Spix gegebenen Artnamen der beibehalten wurde, hat er dann fälschlicherweise seinen eigenen Namen als Autorenname angefügt.

Da die Abbildungen von Spix und die von ihm gegebenen Namen, einschließlich einer Kurzdiagnose, früher vorlagen als der beschreibende Text von Wagner, sind die Spix'schen Namen gültig und das der Abbildung entsprechende Exemplar ist als Holotypus zu betrachten, bzw. bei der notwendigen Festsetzung eines Lectotypus aus einer Typus-Serie diesem zugrundezulegen.

2. Etikettierung.

Wie bei alten Sammlungen häufig der Fall, ist der Typus auf den beiliegenden Etiketten nicht als solcher gekennzeichnet. Originaletiketten von Spix sind nicht vorhanden; nur in 4 Fällen liegen alte Etiketten vor, die nach Schriftvergleichen aus Briefen von Wagner mit ziemlicher Sicherheit diesem zuzuschreiben sind. 3 Arten liegen Etiketten von J. R. Roth (1815–1858) bei, sie sind durch eine dreifache schwarze Umrandung, bei der der mittlere Strich stärker hervortritt, kenntlich (siehe Tafel L Etikett Nr. 2 von *Tetraplodon pectinatum)* und ihre Authentizität ist durch Schriftproben belegt. Auf der Rückseite dieser Etiketten steht Spix & Mart., d. h. das Material stammt von deren Südamerikareise.

Es ist ein Glücksfall, wenn solche alten Etiketten noch vorhanden sind. Bei den meisten Arten fand ich jedoch an älterer Dokumentation nur noch schmale, dunkelgrüne, schwarzumrandete Etiketten (z. B. Tafel H Etikett Nr. 1 von *Anodon trapezeus);* sie stammen von J. Kriechbaumer (1819–1902) der Hymenopterologe war, von Mollusken kaum eine Ahnung hatte und diese Sammlung nebenbei betreute. Nur so sind die manchmal vorkommenden, völlig falschen nomenklatorischen Bezeichnungen zu verstehen. Vermutlich wurden diese Etiketten damals für Ausstellungszwecke nach einem bestimmten Schema angefertigt und dabei sind, der Vereinheitlichung wegen, wichtige Daten unter den Tisch gefallen, so wurden z. B. die Fundortangaben mit „Brasilien" stark generalisiert. Das wäre nicht so schlimm, wenn nicht die älteren Etiketten entweder schon bei dieser Aktion entfernt worden oder später verlorengegangen wären. So fehlen alle detaillierteren Angaben und die Originalfundorte. Auf den Kriechbaumer-Etiketten steht jeweils am rechten unteren Rand /:Spix:/, was offensichtlich bedeutet, daß dieses Exemplar aus der Spix'schen Aufsammlung stammt.

Bei jeder Art ist schließlich noch ein Etikett neueren Datums von Modell vorhanden. Es ist rotumrandet und auf ihm ist Type bzw. Paratype zu der jeweiligen von Spix geschaffenen Art vermerkt.

Aus der Etikettierung geht also nicht eindeutig hervor, ob das entsprechende Exemplar als Holotypus zu werten ist, wohl aber kann man dies bei den meisten Exemplaren mit Sicherheit feststellen, da sie mit der Spix'schen Abbildung völlig deckungsgleich sind, in der Form der Muskelabdrücke und Palliallinie übereinstimmen und auch der Beschreibung und den Maßangaben von Wagner (Meßungenauigkeiten in Betracht gezogen) entsprechen.

Die das Typus-Material betreffenden Etiketten sind auf 5 Tafeln photographiert und für jede Art gesondert durchnumeriert; im Textteil wird dann auf diese Nummern verwiesen.

3. Spätere Bearbeitung des Materials durch Spezialisten.

1890 hat Ihering die von Spix in Brasilien gesammelten Unionacea revidiert und hatte dazu auch das Material der Zoologischen Staatssammlung entliehen. Allerdings war er mit den meisten seiner Zuordnungen auf dem Gattungsniveau wenig erfolgreich und fast alle seiner Entscheidungen wurden später von Haas wieder rückgängig gemacht. Eine Neuetikettierung des Materials hat er nicht vorgenommen.

Im Jahre 1931 hat der Najaden-Spezialist Hans Modell das Spix'sche Material gesichtet und nach neueren systematischen Gesichtspunkten eingeordnet, etikettiert und dabei auf den jeweiligen Typen- oder Paratypen-Status verwiesen.

Haas hat 1969 eine Monographie der Unionacea herausgebracht und es lag ihm dabei sichtlich auch das Spix-Material vor.

Alle drei Wissenschaftler haben aber versäumt, soweit eine Typus-Serie vorlag, Lectotypen und Paralectotypen festzusetzen.

Ich will das innerhalb dieser Arbeit soweit als möglich nachholen. Auf eine ergänzende Beschreibung kann verzichtet werden, da von Wagner, Ihering und Haas ausführliche Diagnosen gegeben wurden.

4. Derzeitige systematische Stellung.

Nach der neuesten Nomenklatur und Systematik – ich folge hier Haas (1969) – werden die Spix'schen Genera heute in folgende Gattungen und Familien gestellt:

	Anodon:	*Anodontites* Bruguiere, 1792	Mutelidae Conrad, 1853
		Mycetopoda Orbigny, 1835	
	Aplodon:	*Monocondylaea* Orbigny, 1835	
	Tetraplodon:	*Castalia* Lamarck, 1819	Unionidae Fleming, 1828
Unio nach Wagner	*Diplodon:*	*Diplodon* Spix, 1827	
		Prisodon Schumacher, 1817	Hyriinae Ortmann, 1911
	Triplodon:	*Triplodon* Spix, 1827	

5. Abhandlung der einzelnen Arten.

Anodon giganteus Spix, 1827
Tafel A Abb. 1, 2
(in Spix/Wagner S. 27, Tab. XIX, Fig. 1, 2)

Gültiger Name nach Haas: *Anodontites (Anodontites) trapesialis trapesialis (*Lamarck, 1819).

Synonymie:

1819 *Anodonta trapesialis* Lamarck – Anim. sans Vert., **6:** (87)
1827 *Anodon giganteus* Spix – Test. fluv. Brasil.: **27,** Tab. 19, Fig. 1, 2
1827 *Anodon anserinus* Spix – Test. fluv. Brasil.: **28,** Tab. 21, Fig. 1, 2

Tafel A
1, 2 *Anodon giganteus* (Lectotypus)

1867 *Anodon blainvilleana* Sowerby – Conch. Icon. **17**, *Anodon:* Taf. 6, Fig. 12
1867 *Anodon scriptus* Sowerby – Conch. Icon. **17**, *Anodon:* Taf. 4, Fig. 9
1867 *Anodon subsinuatus* Sowerby – Conch. Icon. **17**, *Anodon:* Taf. 7, Fig. 14
1867 *Anodon areolatus* Sowerby – Conch. Icon. **17**, *Anodon:* Taf. 10, Fig. 28
1890 *Anodonta hertwigii* Ihering – Arch. Naturgesch. Berlin, **56**, (1): 150, Taf. 9, Fig. 7

Locus typicus: Rio Solimões

Maße des der Abbildung zugrundeliegenden Exemplars:

Länge	167	mm	(6 poll. 2 lin. = 166,5 mm)
Höhe	108,5	mm	(4 poll. = 108 mm)
Dicke	63	mm	

Bemerkungen: Aus den Fundortangaben von Spix „Solimões-Fluß und benachbarte Seen" läßt sich entnehmen, daß nicht nur 1 Stück gesammelt wurde. Auch Ihering spricht von 6 von ihm vermessenen Exemplaren. Nach der Überprüfung des Materials durch Modell sind 6 Syntypen vorhanden, von diesen bezeichnet er 2 als Type, die anderen 4 als Paratype von *An. giganteus.* Ein Holotypus ist nicht festgelegt.

Das kleinere der beiden von Modell mit Type gekennzeichneten Exemplare stimmt in den Größenangaben, der Beschreibung und den Einzelheiten wie Muskelabdrücke und Palliallinie mit dem abgebildeten Stück überein.

Aus Platzgründen scheint die Abbildung etwas verkleinert worden zu sein, sie weicht von den Wagner'schen Maßangaben ab und das Originalexemplar ist mit ihr daher nicht deckungsgleich. Auf der Innenseite beider Schalenhälften ist die Schrift „*Anod. gigantea* Spix" auf der linken Hälfte noch „Brasil." zu lesen; das und auch die Etikettierung erhärtet die Folgerung, daß es sich um das abgebildete Exemplar handelt. Ich bestimme dieses Exemplar zum Lectotypus, die fünf anderen zu Paratectotypen von *Anodon giganteus* Spix.

Zustand des Materials: Lectotypus gut erhalten, Wirbel geringfügig korrodiert, so daß die Perlmuttschicht freiliegt. Bei einigen Paralectotypen sind die Ränder beschädigt, bei einer Schale ist ein größeres Stück herausgebrochen, sie wurde geklebt.

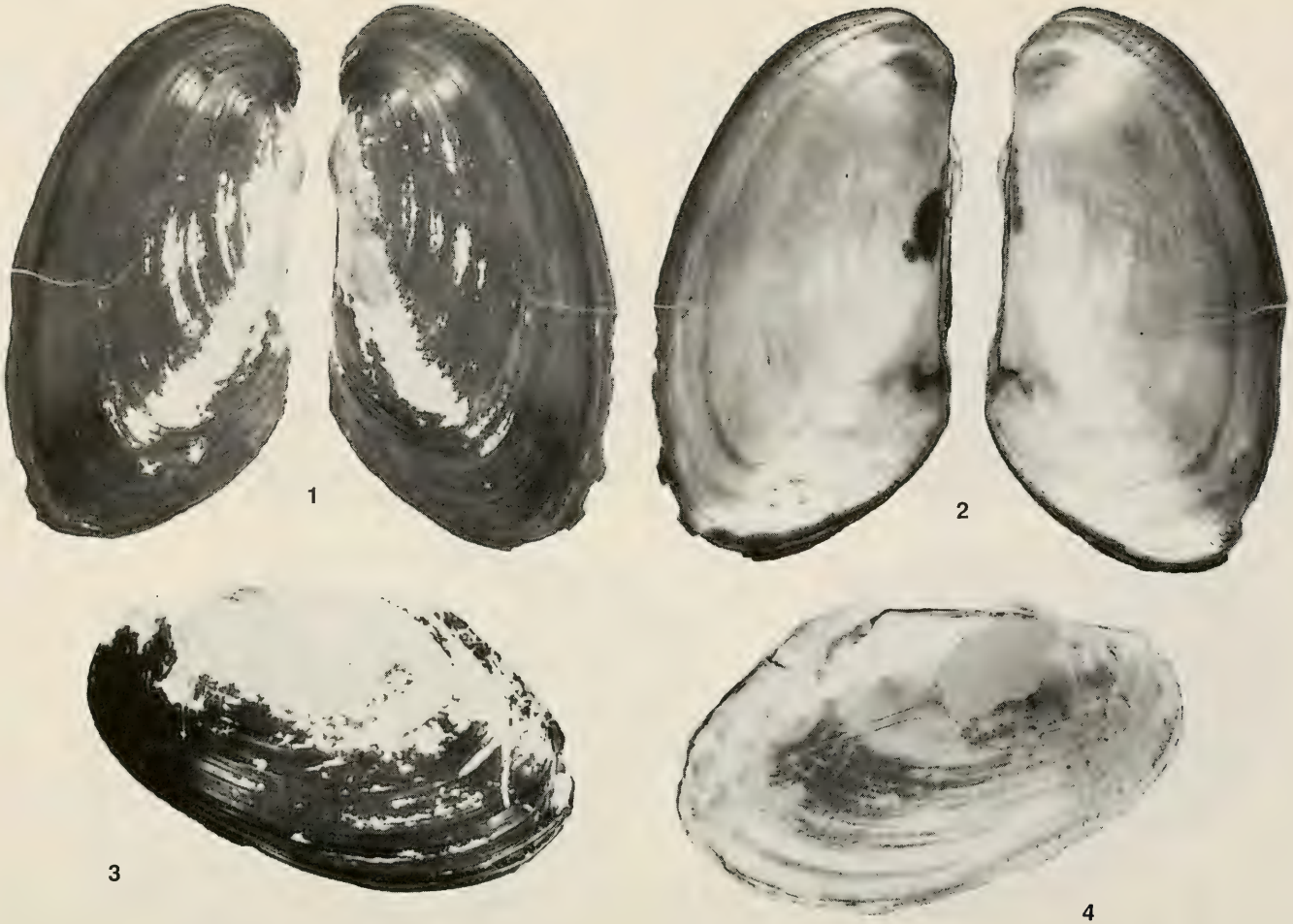
Etikettierung: (Lectotypus, Tafel H) Nr. 1 ein altes Etikett, nach Schriftvergleichen Wagner zuzuschreiben; dieses Etikett weist auch auf die Identität der Schale mit der Abbildung im Buch hin. Das schwer leserliche Datum, 23, Jan. 1854 in der rechten unteren Ecke wurde anscheinend später hinzugefügt. Nr. 2 Etikett von Modell.

Anodon anserinus Spix, 1827
Tafel B Abb. 1–4
(in Spix/Wagner s. 29, Tab. XXI, Fig. 1, 2)

Gültiger Name nach Haas: *Anodontites (A.) trapesialis trapesialis* (Lamarck, 1819)

Synonymie: siehe vorhergehende Art.
Locus typicus: Rio Solimões zwischen Coari und Ega.
Bemerkungen: Haas vermerkt, daß die Art *Anodonta hertwigi* von Ihering auf dem Typus von *anserinus* basiert. Ihering war der Meinung, daß das Typus-Exemplar, das er aus München entliehen hatte, nicht mit der Abbildung bei Spix übereinstimmte und schuf daher die neue Art. Eine Pause der Ihering'schen *hertwigi*-Abbildung ist Haas zufolge aber ohne weiteres mit der *anserinus*-Abbildung von Spix zur Deckung zu bringen und er hat daher folgerichtig *hertwigi* mit *trapesialis* synonymisiert.

Nach dem mir vorliegenden Material besteht die Möglichkeit, daß Ihering damals nicht das bei Spix abgebildete Exemplar, sondern ein anderes aus der Typus-Serie als Typus von *anserinus* ausgeliehen



Tafel B
1, 2 *Anodon anserinus* (als Typus etikettiertes Exemplar) (specimen labelled as type)
3, 4 *Anodon anserinus* (der Typus Abbildung von SPIX entsprechende Schalenhälfte) (specimen corresponding to the type by SPIX)

hatte. Von MODELL wurde nämlich ein Exemplar mit „Type zu *An. anserinus*" etikettiert, das unmöglich das in der Abbildung dargestellte sein kann (wahrscheinlich folgte auch er einer falschen Information). Es sind aber noch eine ganze Schale und eine Schalenhälfte vorhanden – von MODELL als „Paratypen zu *Anodon anserinus?*" bezeichnet –, von denen die halbe Schale völlig deckungsgleich mit der SPIX'schen Abbildung ist und auch in den Muskelabdrücken und den Größenangaben weitgehend übereinstimmt.

Maße des als Type etikettierten Exemplars (Tafel B, Abb. 1, 2)

Länge	119 mm	(4 poll. = 108 mm)
Höhe	62 mm	(2 poll. 5 lin. = 65,25 mm)
Dicke	33 mm	

Maße der der Typus Abbildung entsprechenden Schalenhälfte (Tafel B, Abb. 3, 4)

Länge	107,8 mm	diese Maße liegen sehr viel näher an den
Höhe	64,9 mm	von SPIX/WAGNER gegebenen.
Dicke	$^1/_2$ Schale 16 mm	

Es ist zu befürchten , daß aus der Typus-Serie dieser Art fälschlicherweise irgendwann einmal ein anderes als das von SPIX abgebildete Exemplar als Typus von *Anodon anserinus* herausgestellt und dieser Fehler immer weitergeschleppt wurde.

Zustand des Materials: als Type bezeichnetes Exemplar gut erhalten. Bei der halben Schale ist ein vom Wirbel ausgehendes großes Loch herausgebrochen.

Etikettierung (Tafel H): Bei dem von MODELL als Type bezeichneten Exemplar liegen: Nr. 1 ein altes Etikett unbekannter Herkunft mit dem Fundort Pilnicofluss; Nr. 2 Etikett von MODELL, auf dem Pilnico durchgestrichen und durch Paruaguaçu ersetzt ist. Der von SPIX als Locus typicus angeführte Solimões-Fluß ist auf keinem der beiden Etiketten erwähnt.

Nr. 3 KRIECHBAUMER-Etikett und Nr. 4 MODELL-Etikett befinden sich in der Schachtel mit den möglichen Paratypen; auf beiden Etiketten ist als Fundort Brasilien vermerkt, das Originaletikett fehlt, hier könnte also der Fundort durchaus der Solimões sein, dies ist aber nicht mehr sicher festzustellen. Immerhin läßt es die Möglichkeit offen, daß eines der als Paratypen bezeichneten Exemplare der von SPIX abgebildete *anserinus*-Typ ist und das würde sich mit meinen oben geäußerten Vermutungen decken.

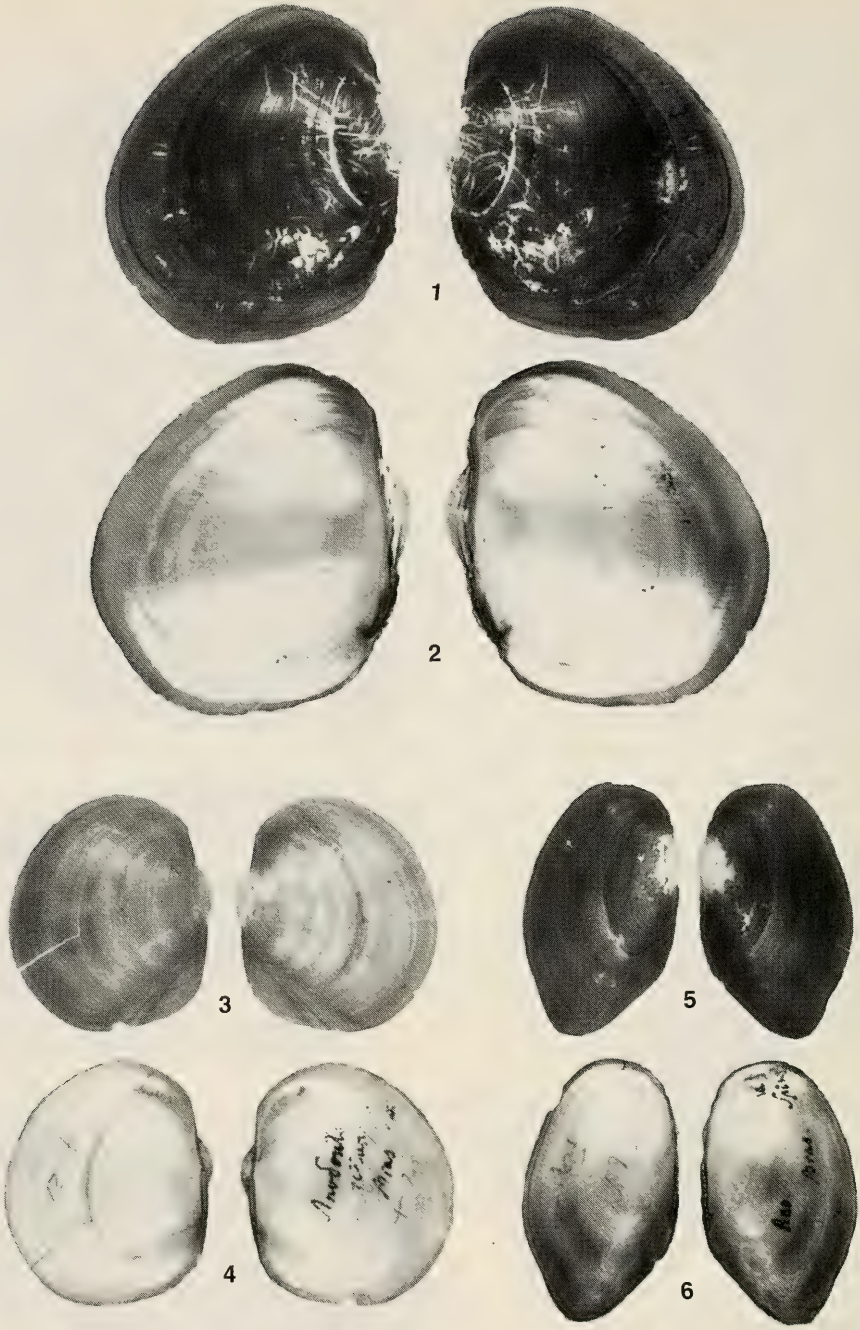
Diesen Überlegungen zufolge müssen für *Anodon anserinus* ein Lectotypus und Paralectotypen festgelegt werden, was aber in Anbetracht des geschilderten Durcheinanders der Revision durch eine Unioniden-Spezialisten vorbehalten bleiben sollte.

Anodon trapezeus Spix., 1827
Tafel C, Abb. 1, 2
(in SPIX/WAGNER S. 28, Tab. XX, Fig. 1)

Gültiger Name nach HAAS: *Anodontites (Anodontites) trapezeus* (Spix)

Synonymie:

1827 *Anodon trapezeus* Spix – Test. fluv. Brasil.: **28:** Tab. 20, Fig. 1
1827 *Anodon rotundus* Spix – Test. fluv. Brasil.: **28,** Tab. 20, Fig. 2–4
1835 *Anodontes spixii* Orbigny – Mag. Zool. Paris **5** (5): 39
1860 *Anodonta cailliaudii* Lea – Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia **4:** 308
1860 *Anodonta rubicunda* Lea – Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia **4:** 92
1866 *Anodonta pazii* Lea – Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia **10:** 35
1893 *Glabaris trapezea var. caipira* Ihering – Arch. Naturgesch. Berlin, **59** (1): 58
1893 *Glabaris trapezea var. sowerbyana* Ihering – Arch. Naturgesch. Berlin, **59** (1): 58



Tafel C

1, 2 *Anodon trapezeus* 6Holotypus)
3, 4 *Anodon rotundus* (Lectotypus)
5, 6 *Anodon trigonus* (Holotypus)

Locus typicus: Rio Solimões
Maße des der Abbildung zugrundeliegenden Exemplars:

Länge	63	mm	(2 poll. $4^1/_2$ lin. = 64 mm)
Höhe	56	mm	(2 poll. 1 lin. = 56,25 mm)
Dicke	31,5	mm	

Bemerkungen: Es handelt sich hier eindeutig um den Holotypus von *Anodon trapezeus* Spix; die Schale ist mit der Abbildung deckungsgleich und auch die übrigen Angaben sind zutreffend.
Zustand des Materials: gut erhalten; an den Wirbeln liegt die Perlmuttschicht frei.
Etikettierung (Tafel H): Der auf dem Etikett Nr. 1 von Kriechbaumer neben *Anodonta trapezea* aufgeführte Artname *latomarginata* Lea ist falsch; nach Haas ist *latomarginata* nicht synonym mit *trapezeus,* sondern mit *patagonicus* (Lamarck).

Anodon rotundus Spix, 1827
Tafel C, Abb. 3, 4
(in Spix/Wagner S. 28, Tab. XX, Fig. 2, 3, 4)

Gültiger Name nach Haas: *Anodontites (Anodontites) trapezeus* (Spix)

Synonymie: siehe *trapezeus.*
Locus typicus: Provinz São Paulo.
Maße des der Abbildung 2 zugrundeliegenden Exemplars.

Länge	42,8 mm	(1 poll. 7 lin. = 42,75 mm)
Höhe	37,9 mm	(1 poll. 5 lin. = 38,25 mm)
Dicke	21,2 mm	

Bemerkungen: Es liegt hier eine Typus-Serie mit 3 Exemplaren vor. Auch Ihering spricht von 3 Stücken, doch treffen seine Größenangaben nur auf 2 der mir vorliegenden Schalen zu. Er scheint das auf Tafel 20 mit Nr. 3 und 4 bezeichnete Exemplar gesehen zu haben, das sich aber nicht mehr unter unserem Material befindet. Es muß wohl verlorengegangen sein, vielleicht wurde es auch von einem Bearbeiter zurückbehalten. Hingegen findet sich in dem Material der Zoologischen Staatssammlung das dem Exemplar III von Ihering entsprechende Stück und eine sehr kleine Schale (Länge 19 mm, Höhe 14,2 mm), die ich sonst nirgends erwähnt finde.

Die Schalen sind alle sehr dünn und es handelt sich bei den drei Exemplaren offensichtlich um juvenile Tiere.

Modell notiert auf seinem Etikett „Type zu *Anodon rotundum*", was ungenau ist, da es zumindest Typen heißen müßte. Weder er noch Ihering haben einen Lectotypus festgelegt.

Nach der Empfehlung Nr. 74 B der Int. Regeln für Zoologische Nomenklatur muß dem mit der Abbildung 2 auf Tafel 20 identischen Exemplar als Lectotypus der Vorzug gegeben werden. Ich bestimme hiermit dieses Exemplar zum Lectotypus, die beiden anderen zu Paralectotypen von *Anodon rotundus* Spix.

Zustand des Materials: bis auf einige Sprünge und leicht beschädigte Ränder gut erhalten. Wirbel des Lectotypus schwach korrodiert. Von der linken Schalenhälfte des kleinsten Exemplars ist ein Stück abgebrochen.

Etikettierung (Tafel J): Auf dem Etikett Nr. 1 von Kriechbaumer tritt neben *Anodonta rotunda* erneut der Artname *latomarginata* Lea auf. Dieser Name wurde auch bei der vorhergehenden Art, *Anodon trapezeus,* erwähnt; eine Bestätigung dafür, daß frühere Bearbeiter des Materials schon erkannt haben, daß hier ein und dieselbe Art vorliegt, *rotundus* also mit *trapezeus* synonym ist; *latomarginata* ist falsch – siehe unter *trapezeus* Nr. 2 Modell-Etikett.

Anodon trigonus Spix, 1827
Tafel C, Abb. 5, 6
(in Spix/Wagner S. 29, Tab. XXII, Fig. 2)

Gültiger Name nach Haas: *Anodontites (Anodontites) trigonus trigonus (Spix)*

Synonymie:

1827 *Anodon trigonus* Spix – Test fluv. Brasil.: **29**, Tab. 22, Fig. 2
1835 *Anodon chiquitana* Orbigny – Mag. Zool., Paris **5** (5): 41
1860 *Anodonta amazonensis* Lea – Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia **4:** 80
1869 *Anodonta subrostrata* Philippi – Malak. Bl., Kassel, **16:** 39
1869 *Anodonta ucayalensis* Philippi – Malak. Bl., Kassel, **16:** 40
1913 *Anodontites dalli* F. Baker – Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, **65:** 667, Taf. 27, Fig. 1–2
1921 *Anodontites hyrioides* Ortmann – Mem. Carnegie Mus. Pittsburgh, **8:** 604, Taf. 43, Fig. 3–5
1927 *Anodontites guaranensis* Marshall – Proc. U. S. nat. Mus. Washington, **71** (6): 3, Taf. 1, Fig. 4–6
1930 *Anodontites aroanus* H. B. Baker – Occ. Pap. Mus. Univ. Michigan, No. **210:** 69, Taf. 32, Fig. D; Taf. 33, Fig. D

Locus typicus: die Flüsse der Provinz Rio Negro.

Maße des der Abbildung zugrundeliegenden Exemplars:

Länge	46,3 mm	(1 poll. 9 lin. = 47,25 mm)
Höhe	27,4 mm	(1 poll. = 27 mm)
Dicke	16 mm	

Bemerkungen: Ihering schreibt, daß ihm bei dieser Art als einziger der von Spix gesammelten und beschriebenen Arten kein Originalexemplar vorgelegen hätte. Es ist aber vorhanden und eindeutig als Holotypus zu diagnostizieren. Die Maße stimmen ziemlich genau und die Schale ist mit der Abbildung deckungsgleich. Auf der Innenseite der rechten Schalenhälfte sind die Worte ,,An . . . a Spix Bras.", auf der linken ganz schwach ,,Tab. XXII Fig. 2" zu erkennen.

Zustand des Materials: sehr gut erhalten, Wirbel etwas korrodiert.

Etikettierung (Tafel J): Nr. 1 Kriechbaumer-Etikett, Nr. 2 Modell-Etikett.

Anodon obtusus Spix, 1827
Tafel D, Abb. 1, 2
(in Spix/Wagner S. 30, Tab. XXII, Fig. 3)

Gültiger Name nach Haas: *Anodontites (Anodontites) obtusus* (Spix)

Synonymie:

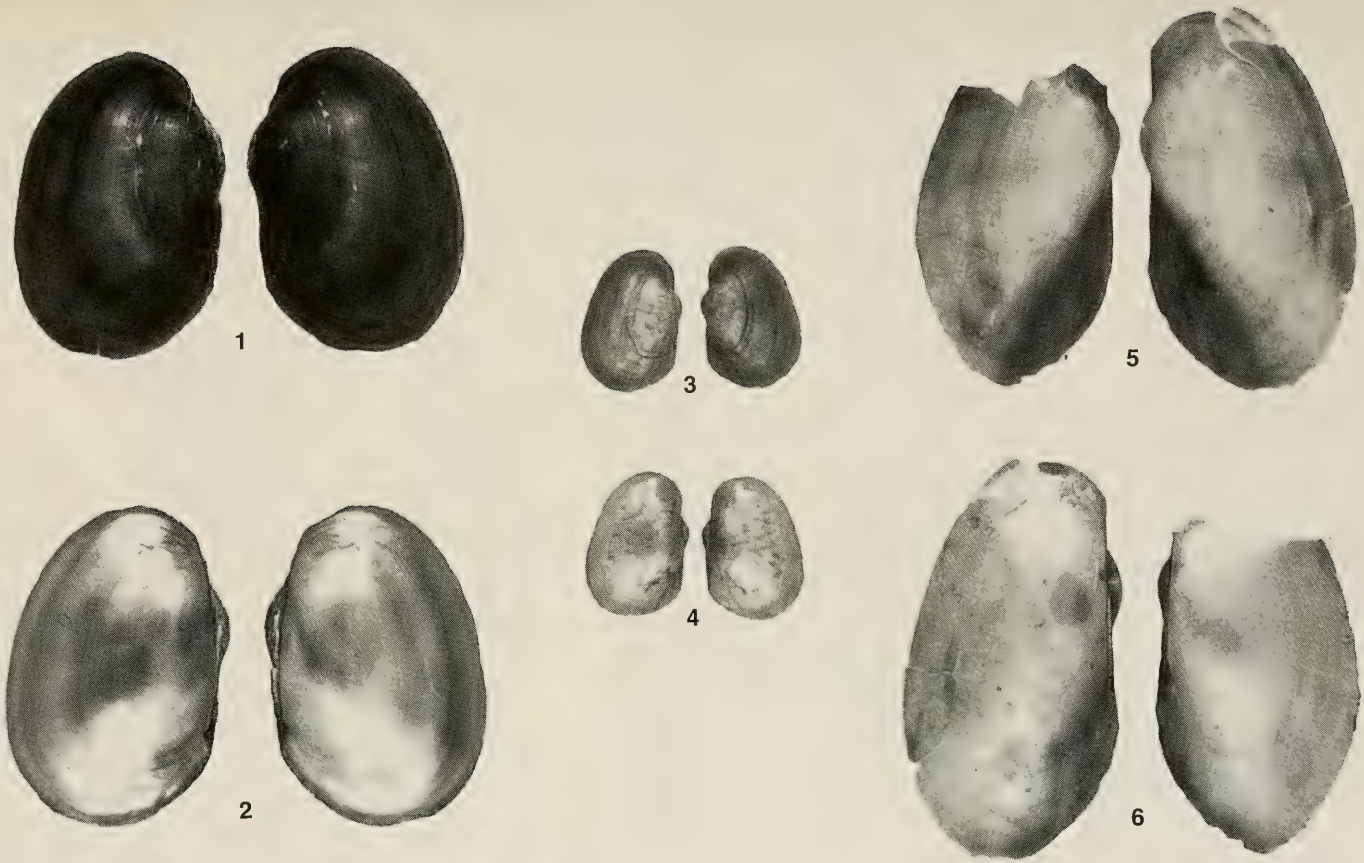
1827 *Anodon obtusus* Spix – Test. fluv. Brasil., **30**, Tab. 22, Fig. 3
1827 *Anodon lituratus* Spix – Test. fluv. Brasil.: **30**, Tab. 22, Fig. 4
1910 *Glabaris obtusa juparana* Ihering – Abh. senckenb. naturf. Ges. Frankf. a. M. **32:** 131
1913 *Anodontites bartschi* F. Baker – Proc. Acad. nat. Sci., Philadelphia, **65:** 668, Taf. 27, Fig. 3–4

Locus typicus: Rio Paraguaçu, Provinz Bahia

Maße des der Abbildung zugrundeliegenden Exemplars:

Länge	53,3 mm	(2 poll. = 54 mm)
Höhe	36 mm	(1 poll. 4 lin. = 36 mm)
Dicke	24,5 mm	

Bemerkungen: Es handelt sich eindeutig um den Holotypus, die Schale ist mit der Abbildung dekkungsgleich, auf der Innenseite der rechten Schalenhälfte ist außerdem ganz schwach die Schrift ,,XXII Fig. 3" zu erkennen.



Tafel D

1, 2 *Anodon obtusus* (Holotypus)
3, 4 *Anodon lituratus* (Lectotypus)
5. 6 *Anodon radiatus* (Lectotypus)

Zustand des Materials: gut erhalten.
Etikettierung (Tafel J): Nr. 1 KRIECHBAUMER-Etikett, Nr. 2 MODELL-Etikett.

Anodon lituratus Spix, 1827
Tafel D, Abb. 3, 4
(in SPIX/WAGNER S. 30, Tab. XXII, Fig. 4)

Gültiger Name nach HAAS: *Anodontites (Anodontites) obtusus* (Spix)

Synonymie: siehe *obtusus*.
Locus typicus: offensichtlich derselbe wie bei *obtusus*.
Maße des der Abbildung zugrundeliegenden Exemplars:

Länge	24,9 mm	(keine Maßangaben bei WAGNER, aber das Exemplar ist mit der
Höhe	16,2 mm	SPIX'schen Abbildung deckungsgleich)
Dicke	10,8 mm	

Bemerkungen: WAGNER hat bereits die von SPIX *A. lituratus* benannte und abgebildete Art als „Var. testa juniore" von *obtusus* erkannt.

HAAS schreibt: „Einsicht in paratypisches Material von *Anodon lituratus* Spix hat mir gezeigt, daß diese „Art" als einfache, noch hellfarbige und gelegentlich sogar mit Zeichnung versehener Konchinschicht ausgestattete Jugendform von *obtusus* zu betrachten ist." Von dem von HAAS als paratypisch bezeichneten Material (er hat keinen Lectotypus benannt) ist nur eine vollständige Schale und das Fragment einer Schalenhälfte vorhanden. Die vollständige Schale ist identisch mit der in Abb. 4 auf Tafel 22 dargestellten Art und wird hiermit als Lectotypus von *Anodon lituratus* Spix festgelegt.

Es handelt sich eindeutig um eine juvenile Schale, die als zu *A. obtusus* gehörig zu betrachten ist.

Zustand des Materials: sehr gut erhalten; durchscheinend dünn, so daß die gezackte, schwärzliche Zeichnung auf der Innenseite zu sehen ist.

Etikettierung (Tafel J): Nr. 1 KRIECHBAUMER-Etikett, auch er führt als ersten Artnamen *obtusus* an. Nr. 2 MODELL-Etikett.

Anodon radiatus Spix, 1827
Tafel D, Abb. 5, 6
(in SPIX/WAGNER S. 31, Tab. XXIII, Fig. 1)

Gültiger Name nach HAAS: *Anodontites (Anodontites) exoticus exoticus* (Lamarck, 1819)

Synonymie:

1819 *Anodonta exotica* Lamarck – Anim. sans Vert., **6:** 87
1819 *Anodonta sinuosa* Lamarck – Anim. sans Vert., **6:** 87
1827 *Anodon radiatus* Spix – Test. fluv. Brasil.: **31**, Tab. 23, Fig. 1
1860 *Anodonta moricandii* Lea – Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia, **4:** 90
1873 *Anodonta bahiensis* Küster – Conch. Cabinet, Anodonta: **94**, Taf. 20, Fig. 2
1876 *Anodonta angustata* Clessin – Conch. Cabinet, Anodonta: **226**, Taf. 74, Fig. 6.7
1910 *Anodontites dulcis* Ihering –Abh. senckenb. naturf. Ges. Frankfurt a. M., **32**, 132, Taf. 12, Fig. 5a, b
1915 *Anodontites darochai* Marshall – Proc. U. S. nat. Mus. Washington, **49:** 528, Taf. 68
1915 *Anodontites aurora* Marshall – Proc. U. S. nat. Mus. Washington, **49:** 529, Taf. 69

Locus typicus: Flüsse der Provinz Minas Gerais.
Maße des der Abbildung zugrundeliegenden Exemplars:

Länge	66,2 mm	(2 poll. 6 lin. = 67,5 mm)
Höhe	35,8 mm	(1 poll. 4 lin. = 36 mm)
Dicke	20,5 mm	

Bemerkungen: In dem mir vorliegenden Material befinden sich 11 ganze Exemplare und 1 Schalenhälfte. Bei allen handelt es sich um juvenile Formen, die sehr dünnschalig sind und die von HAAS angegebenen Größenmaße bei weitem nicht erreichen. WAGNER schreibt: ,,Museum Monacense permulta specimina hujus speciei asservat..." und IHERING gibt an, daß ihm zahlreiche (eine genaue Zahl nennt er nicht) Exemplare vorlagen, alle wie es scheint unausgewachsen und ziemlich dünnschalig. Das läßt auf das Vorhandensein einer Typus-Serie schließen. Auch MODELL vermerkt auf seinem Etikett ,,Typ und Paratypen zu *An. radiatum* SPIX", er hat aber keinen Lectotypus herausgestellt.

Der Abbildung von SPIX entspricht das größte der vorhandenen Stücke, auch in den Abmessungen stimmt es genau mit den von WAGNER gemachten Angaben überein. Die bräunlichen konzentrischen Linien und die radiären Strahlen sind entweder auf der Schale verblaßt oder auf der Abbildung zu stark betont; auch HAAS erwähnt in seiner Beschreibung der Art diese auffallende Zeichnung nicht und ebenso tritt sie bei keinem der sonst in unserer Sammlung vorhandenen Stücke in diesem Ausmaß hervor.

Ich bestimme das Exemplar, das mit der Abbildung 1 auf Tafel XXIII deckungsgleich ist und in den Maßen und der Beschreibung mit diesem weitgehend übereinstimmt zum Lectotypus von *Anodon radiatum* Spix, die anderen Exemplare zu Paralectotypen.

Zustand des Materials: Die Schalen sind sehr dünn und zerbrechlich und dementsprechend in schlechtem Zustand. Der Lectotypus ist stark beschädigt, von der linken Schalenhälfte fehlt der vordere Teil; auch die Paralectotypen sind alle mehr oder weniger stark lädiert.

Etikettierung (Tafel K): Nr. 1 KRIECHBAUMER-Etikett, Nr. 2 MODELL-Etikett.

Anodon ensiformis Spix, 1827
Tafel E, Abb. 1, 2
(in SPIX/WAGNER S. 31, Tab. XXIV, Abb. 1, 2)

Gültiger Name nach HAAS: *Anodontites (Lamproscapha) ensiformis* (Spix)

Synonymie:

1827 *Anodon ensiformis* Spix – Test. fluv. Brasil: **31**, Tab. 24, Fig. 1, 2

Locus typicus: nicht genannt, von WAGNER wird nur allgemein in den Flüssen Brasiliens angegeben.

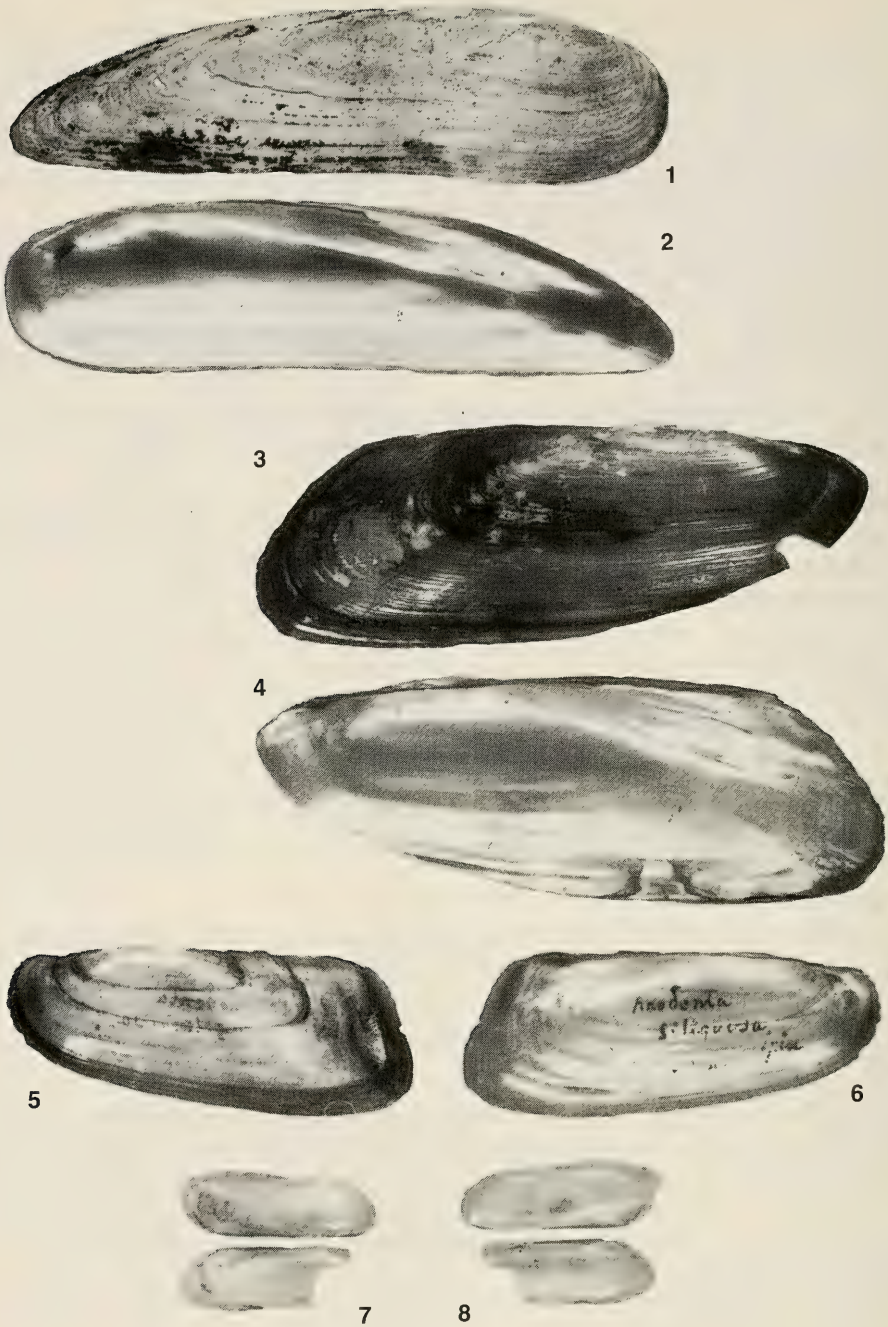
Maße des der Abbildung zugrundeliegenden Exemplars:

Länge	127,8 mm	(4 poll. 9 lin. = 128,5 mm)
Höhe	32 mm	(1 poll. 2 lin. = 31,50 mm)
Dicke	$^1/_2$ Schale 10 mm	

Bemerkungen: Es ist nur mehr die stark korrodierte rechte Schalenhälfte vorhanden, bei der die äußere Konchinschicht völlig abgetragen und nur noch an wenigen Stellen die schwarzbraune Farbe zu erkennen ist (auch IHERING gibt an, daß ihm nur ein Exemplar vorlag, welchem die Epidermis fehlt). Diese Hälfte ist mit der SPIX'schen Abbildung völlig deckungsgleich. Es handelt sich mit Sicherheit um den Holotypus. Wo die andere Schalenhälfte verblieben ist, läßt sich nicht feststellen.

Zustand des Materials: siehe oben.

Etikettierung (Tafel K): Etikett Nr. 1 von KRIECHBAUMER, er führt schon die Untergattung *Lamproscapha* an. Nr. 2 MODELL-Etikett.



Tafel E

1, 2 *Anodon ensiformis* (Holotypus)
3, 4 *Anodon longinus* (Holotypus)
5, 6 *Anodon siliquosus* (Lectotypus)
7, 8 *Anodon pygmaeus* (Holotypus)

Anodon siliquosus Spix, 1827
Tafel E, Abb. 5, 6

Anodon pygmaeus Spix, 1827
Tafel E, Abb. 7, 8
(in Spix/Wagner S. 30/31, Tab. XXIII, Fig. 2, 3, 4)

Gültiger Name nach Haas: *Mycetopoda siliquosa* (Spix)

Synonymie:

1827 *Anodon siliquosus* Spix – Test. fluv. Brasil.: **30**, Tab. 23, Fig. 2
1827 *Anodon pygmaeus* Spix – Test. fluv. Brasil.: **30**, Tab. 23, Fig. 3, 4
1843 *Mycetopus ventricosus* Orbigny – Voy Amér. Mérid. **5** (3 Moll.): 602, Taf. 73, Fig. 1–3
1868 *Mycetopus subsinuatus* Sowerby – Conch. Icon., **16** Mycetopus: Taf. 4, Fig. 10
1875 *Mycetopus hupeanus* Clessin – Conch. Cab., Anodonta: **206**, Taf. 56, Fig. 15
1879 *Mycetopus occidentalis* Clessin – Malak. Bl. Kassel (2) **1**: 174, Taf. 11, Fig. 2, 3
1890 *Mycetopus staudingeri* Ihering – Arch. Naturgesch. Berlin **56** (1): 131, Abb. A, B
1909 *Mycetopus punctatus* Preston – Ann. Mag. nat. Hist. London, (8) **3**: 513, Taf. 10, Fig. 8
1910 *Mycetopoda krausei* Ihering – Abh. senckenb. naturf. Ges. Frankfurt a. M. **32**: 121, Taf. 12, Fig. 2a und b
1910 *Mycetopoda staudingeri var. aequatorialis* Ihering – Abh. senckenb. naturf. Ges. Frankfurt a. M. **32**: 121
1910 *Mycetopoda bahia* Ihering – Abh. senckenb. naturf. Ges. Frankfurt a. M. **32**: 122, Taf. 12, Fig. 3a, 3b
1910 *Mycetopoda orbignyi* Ihering – Abh. senckenb. naturf. Ges. Frankfurt a. M. **32**: 121
1927 *Mycetopoda pittieri* Marshall – Proc. U. S. Nat. Mus. Washington **71** (6): 4, Taf. 2

Locus typicus: Rio Paraguaçu bei Engenhoe da Ponte, Provinz Bahia.

Maße des der Abbildung zugrundeliegenden Exemplars von *siliquosus:*

Länge	79,7 mm	(3 poll. = 81 mm)
Höhe	31 mm	($13^1/_2$ lin. = 30,37 mm)
Dicke	$^1/_2$ Schale 7,5 mm)	

von *pygmaeus:*

Länge	39,1 mm	(1 poll. 7 lin. = 42,75 mm)
Höhe	12,5 mm	(6 lin. = 13,5 mm)
Dicke	6,1 mm	

Die beiden anderen mir vorliegenden Schalen aus der *siliquosus* Typenserie messen: Länge 64,3 mm; Höhe 23 mm (= Nr. II von Ihering) und Länge 44 mm, Höhe 14,5 mm (= Nr. III von Ihering). Die von Ihering als Originalexemplar von *pygmaeus* bezeichnete Schale mit 45 mm Länge ist nicht mehr aufzufinden.

Bemerkungen: Ihering gibt an, daß ihm von den Spix'schen Typen 1 Schale von *Mycetopus pygmaeus* und 4 Schalen von *M. siliquosus* vorlagen und nennt folgende Maße: für *siliquosus:* Ex. I Länge 80 mm, Höhe 31 mm; Ex. II Länge 65 mm, Höhe 22 mm; Ex. III Länge 44 mm, Höhe 14 mm; Ex. IV hier gibt er nur die Länge mit 40 mm an und bemerkt, daß er ganz zu diesem passend das Originalexemplar von *Myc. pygmaeus* mit 45 mm Länge findet.

Ich konnte unter dem Material neben *pygmaeus* nur $2^1/_2$ Schalen von *siliquosus* finden, wobei die halbe Schale dem von Spix abgebildeten und beschriebenen Exemplar entspricht. Was die Abmessungen für *pygmaeus* betrifft, muß bereits bei Wagner eine Verwechslung stattgefunden haben, die Ihering dann weitergeschleppt hat, denn die von den beiden gegebenen Maße stimmen in keiner Weise mit dem als *pygmaeus* abgebildeten Exemplar überein. Vermutlich ist eines der kleinen Exemplare aus der *siliquosus*-Typenserie fälschlicherweise als *pygmaeus*-Typus abgesondert worden und der eigentliche Holotypus von *pygmaeus* unter die Serie geraten. Modell scheint das erkannt zu haben, denn er hat das Exemplar mit den der Abbildung von Spix entsprechenden Maßen als Typ von *Myc. pygmaeus* herausgestellt, was der von Ihering als Ex. IV von *siliquosus* bezeichneten Schale entsprechen dürfte.

Bei diesem Exemplar, das mit der SPIX'schen Abbildung völlig deckungsgleich ist, handelt es sich somit eindeutig um den Holotypus von *Anodon pygmaeus* Spix. Aus der Typus-Serie von *Anodon siliquosus* bestimme ich das nur aus $^1/_2$ Schale bestehende Exemplar, das genau der Abbildung und Beschreibung von *Anodon siliquosus* entspricht, zum Lectotypus dieser Art.

Zustand des Materials: Der Holotypus von *pygmaeus* ist in schlechtem Zustand, die Schalenränder sind beschädigt und von der rechten Schalenhälfte fehlt der vordere Teil. Das *siliquosus*-Material ist gut erhalten, nur fehlt eben beim Lectotypus die rechte Schalenhälfte.

Etikettierung (Tafel K): Je ein Etikett von KRIECHBAUMER und MODELL, wobei bei *pygmaeus* auf beiden Etiketten die Synonymie mit *siliquosus* hervorgehoben ist.

Anodon longinus Spix, 1827
Tafel E, Abb. 3, 4
(in SPIX/WAGNER S. 29, Tab. XXII, Fig. 1)

Gültiger Name: *Mycetopoda siliquosa* (Spix)

Synonymie: siehe *siliquosus*
Locus typicus: die Flüsse Japurá und Solimões.
Maße des der Abbildung zugrundeliegenden Exemplars:

Länge	119,5 mm	(4 poll. 5 lin. = 119,25 mm)
Höhe	42,2 mm	(1 poll. 7 lin. = 42,75 mm)
Dicke	$^1/_2$ Schale 12,5 mm	

Es ist nur die rechte Schalenhälfte vorhanden, auch IHERING lag nur eine halbe Schale vor.

Bemerkungen: Die Synonymie ist hier sehr verworren. Bei HAAS ist die Art *Anodon longinus* nicht zu finden. Er führt aber *Mycetopus subsinuatus* als Synonym unter *Mycetopoda siliquosa;* bei IHERING andererseits steht *subsinuatus* als Synonym unter *longinus.* MODELL bemerkt auf seinem Etikett „*Mycetopoda siliquosa* Spix Type zu *Myc. longinus* Spix". Bereits ORBIGNY und LEA haben *longinus* mit *siliquosus* synonymisiert. IHERING schreibt, daß er das nicht verstehen kann, wenn man die schlankere Form, die etwas mehr aufgeblasenen Wirbel, die dunklere Färbung und größere Dicke sowie die größere Rauhigkeit der Oberfläche der *longinus-subsinuatus*-Schalen in Betracht zieht. Nun sind das meist Kriterien, die mit dem Größenwachstum (das *longinus*-Exemplar ist wesentlich größer als die von *siliquosus* vorhandenen Stücke) und der Alterung der Schale zu erklären sind. Aufgeblasenere Wirbel kann ich nicht feststellen und die schlankere Form liegt durchaus im Bereich der Variationsbreite, wenn man zudem bedenkt, daß der *longinus*-Typ vom Rio Solimões, die *siliquosus*-Typen vom Paraguaçu stammen. KÜSTER wiederum ist der Auffassung, daß er die Ansicht LEA's nicht teilen kann, der *longinus* als Synonym von *siliquosus* sieht.

Ich finde es nach Vergleichen des Materials gerechtfertigt, daß *longinus* mit *siliquosus* synonym gesetzt ist.

Es handelt sich bei der halben Schale eindeutig um den Holotypus von *Anodon longinus* Spix, sie ist mit der Abbildung völlig deckungsgleich und entspricht auch den Maßen und der Beschreibung.

Zustand des Materials: im ganzen gut erhalten, am Vorderrand ist ein Stück ausgebrochen und die Wirbel sind etwas korrodiert.

Etikettierung (Tafel L): Nr. 1 Etikett von KRIECHBAUMER, er weist auch auf die Synonymie *siliquosus-longinus* hin. Nr. 2 MODELL-Etikett.

Aplodon inerme Spix, 1827
Tafel F, Abb. 9, 10
(in Spix/Wagner S. 32, Tab. XXV, Fig. 1, 2)

Gültiger Name nach Haas: *Monocondylaea minuana* Orbigny, 1835

Synonymie:

?1827 *Aplodon inerme* Spix – Test. fluv. Brasil.: 32, Tab. 25, Fig. 1, 2
1835 *Monocondylaea minuana* Orbigny – Mag. Zool., Paris **5** (5): 37
1835 *Monocondylaea parchappii* Orbigny – Mag. Zool., Paris **5** (5): 38

Locus typicus: Nicht bekannt.

Maße des der Abbildung zugrundeliegenden Exemplars:

Länge	20,4 mm	(keine Maßangaben von Wagner)
Höhe	15,5 mm	
Dicke	$^1/_2$ Schale 5 mm	

Bemerkungen: Es ist, wie schon Wagner und Ihering feststellten, nur die rechte Schalenhälfte vorhanden. Wagner erscheint sie einem juvenilen *Anodon rotundus* ähnlich. Ihering stellt fest, daß Spix diese Art richtig als zu einer von *Anodonta* durch den vorhandenen Cardinalzahn unterschiedenen neuen Gattung, *Aplodon,* gehörend auffaßt, und sieht keinen Grund, diesen Namen durch den später von Orbigny gegebenen – *Monocondylaea* – zu ersetzen.

Haas betrachtet diese von Spix *Aplodon inerme* benannte Art nur als Jugendform von *Monocondylaea minuana,* die Orbigny 8 Jahre später beschrieb und bemerkt, daß es bei der Ungewißheit über die Spix'sche Form besser ist, den jüngeren Namen für diese Art zu benutzen. Das widerspricht jedoch den Int. Nomenklaturregeln. Spix hat die Art deutlich abgebildet und benannt, was als Erstbeschreibung gilt. Haas hätte also entweder die umstrittene Art als incertae sedis getrennt stellen oder ein richtiges Synonym schaffen müssen, dann hätte aber der Name *Aplodon inerme* Priorität und *Monocondylaea minuana* wäre damit synonym.

Bei der vorliegenden halben Schale handelt es sich eindeutig um den von Spix abgebildeten und benannten Holotypus von *Aplodon inerme.*

Zustand des Materials: die halbe Schale ist völlig intakt.

Etikettierung (Tafel L): Auf dem Etikett Nr. 1 von Kriechbaumer ist die Art als *(Patularia) Anod. latomarginata* Lea (nach Haas synonym mit *Anodontites patagonicus* (Lam.)) bezeichnet und in Klammern *Aplodon inerme* angeführt, also 2 Arten, die ganz verschiedenen Gattungen angehören. Diese *latomarginata* wurde hier bereits zweimal bei anderen Arten genannt. Es muß einen, allerdings nicht bekannten Bearbeiter des Spix-Materials gegeben haben, den – wie Ihering annimmt – der etwas breitere perlmutterlose Rand dazu verleitet hat, die betreffenden Exemplare als diese Art zu betrachten; doch besitzt eine ganze Reihe südamerikanischer Anodonten dieses Merkmal. Die Bestimmung des Stückes als *latomarginata* ist falsch. Nr. 2 Modell-Etikett.

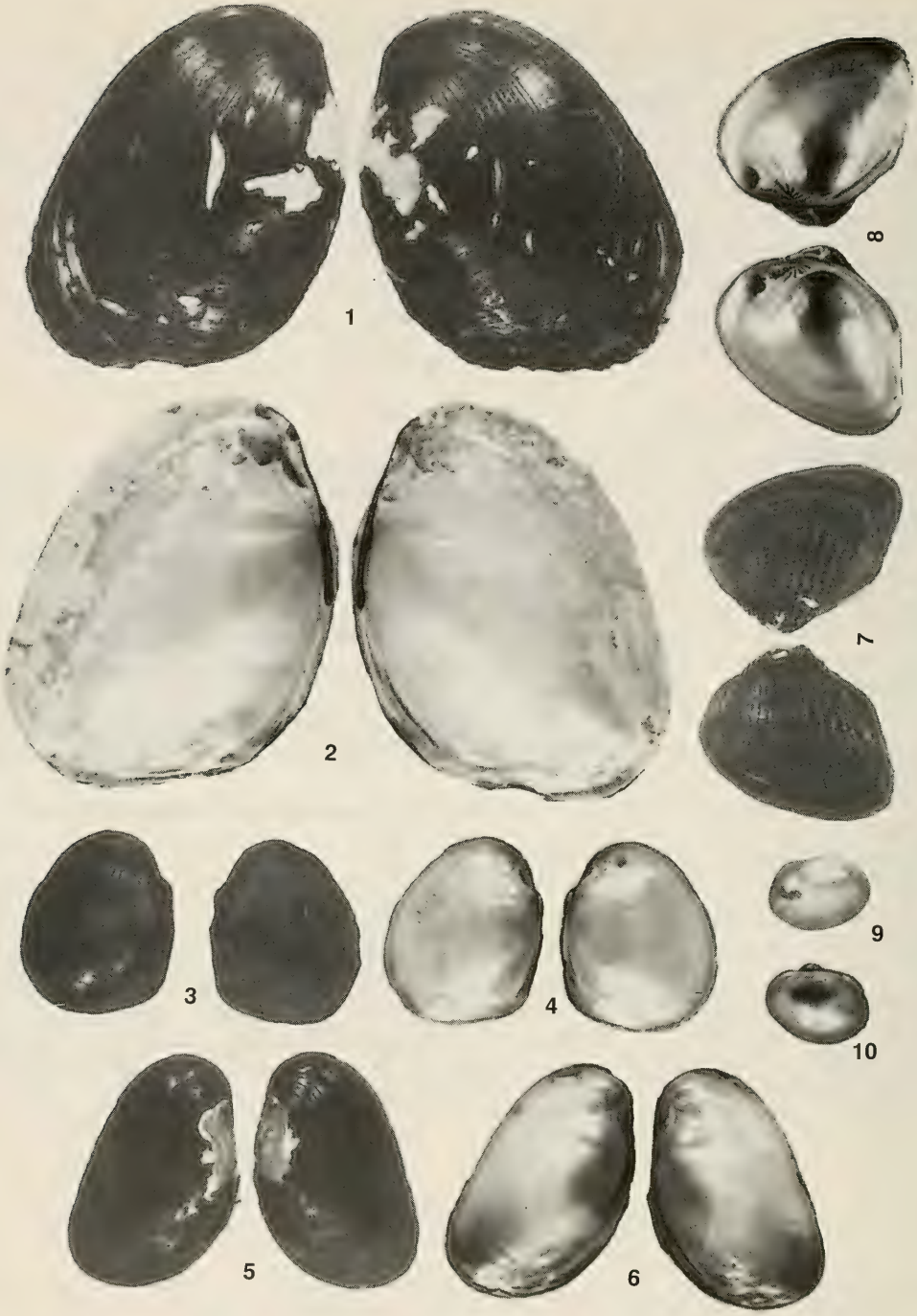
Tetraplodon pectinatum Spix, 1827
Tafel F, Abb. 7. 8
(in Spix/Wagner S. 32/33, Tab. XXV, Fig. 3, 4)

Gültiger Name nach Haas: *Castalia pectinata* (Spix)

Synonymie:

1827 *Tetraplodon pectinatum* Spix – Test. Fluv. Brasil.: 33, Tab. 25, Fig. 3, 4
1827 *Unio pectinatus* Wagner – Test. fluv. Brasil.: 32

Locus typicus: Rio São Francisco, Provinz Minas Gerais.



Tafel F

1, 2 *Diplodon rhombeum* (Holotypus)
3, 4 *Diplodon rotundum* (Holotypus)
5, 6 *Diplodon ellypticum*
7, 8 *Tetraplodon pectinatum* (Lectotypus)
9, 10 *Aploson inerme* (Holotypus)

Maße des der Abbildung zugrundeliegenden Exemplars:

Länge	40,9 mm	(1 poll. $6^1/_2$ lin. = 41,62 mm)
Höhe	32,1 mm	(1 poll. $2^1/_2$ lin. = 32,62 mm)
Dicke	27,9 mm	

Bemerkungen: WAGNER gibt hier 2 Maße an, eines für eine varietatis *longirostratae* und eines für eine var. *brevirostratae;* als Maße für das abgebildete Exemplar sind die letzteren und oben aufgeführten zu betrachten. Das als var. *longirostratae* bezeichnete Stück ist nicht mehr vorhanden, obwohl es IHERING noch in Händen gehabt haben muß, denn er schreibt von 2 Originalexemplaren. Mir liegt außer dem *brevirostratae*-Exemplar nur noch eine kleine juvenile halbe Schale mit 18,5 mm Länge vor.

Bei der var. *brevirostratae* sensu WAGNER handelt es sich eindeutig um das von SPIX abgebildete und als *Tetraplodon pectinatum* benannte Exemplar. Auf der Innenseite der linken Schalenhälfte ist die Schrift „Tab. XXV" schwach zu entziffern. Die Abbildung ist spiegelbildlich verkehrt, entspricht aber, wenn man das in Betracht zieht, in der Ausbildung des Schlosses und den Muskeleindrücken genau der vorliegenden Schale, nur in der Höhe fehlen ein paar mm, das kann aber durch das Herausarbeiten der tiefen Wölbung in der Zeichnung entstanden sein. Ich bestimme dieses Exemplar zum Lectotypus von *Tetraplodon pectinatum* Spix.

IHERING betrachtet *T. pectinatum* als Synonym von *Castalia ambigua* Lamarck, 1817; ein Hinweis in dieser Richtung ist auch bei WAGNER zu finden. HAAS betont jedoch nur die nahe Verwandtschaft der beiden Arten und auch auf den beiliegenden Etiketten ist eine derartige Synonymie nirgends erwähnt.

Zustand des Materials: bis auf die korrodierten Wirbel gut erhalten.

Etikettierung (Tafel L): Etikett Nr. 1 aller Wahrscheinlichkeit nach von WAGNER. Etikett Nr. 2 von ROTH; Etikett Nr. 3 von MODELL.

Diplodon ellypticum Spix, 1827
Tafel F, Abb. 5, 6
(in SPIX/WAGNER S. 33, Tab. XXVI, Fig. 1, 2)

Gültiger Name nach HAAS: *Diplodon (Diplodon) granosus ellypticus* Spix

Synonymie:

1827 *Diplodon ellypticum* Spix – Test. fluv. Brasil.: 33, Tab. 26, Fig. 1, 2
1827 *Unio ellipticus* Wagner – Test. fluv. Brasil.: 33
1900 *Diplodon wagnerianus* Simpson – Proc. U. S. nat. Mus. Washington **22:** 877
1928 *Diplodon jacksoni* Marshall – Proc. U. S. nat. Mus. Washington **74** (17): 1, Taf. 4, Fig. 1–3

Locus typicus: Rio São Francisco, Provinz Minas Gerais.

Maße des der Abbildung am nächsten kommenden Exemplars:

Länge	49,6 mm	(2 poll. 1 lin. = 56,25 mm)
Höhe	30,5 mm	(1 poll. = 27 mm)
Dicke	17 mm	

Es ist noch ein kleineres Exemplar mit den Abmessungen 39,1×25,4×14 mm vorhanden.

Bemerkungen: Beide Schalen entsprechen weder der SPIX'schen Abbildung noch den von WAGNER gegebenen Maßen. Doch die Maßangaben WAGNER's differieren auch mit der Abbildung, vor allem in der Länge (WAGNER 56,25 mm, SPIX Abb. 49,5 mm).

IHERING schreibt, daß ihm das typische Exemplar zur Untersuchung vorlag, er nennt die Maße 48 mm Länge, 26 mm Höhe, 15 mm Dicke und betont, daß diese Maße nahezu mit den von WAGNER angegebenen und vollkommen mit denen der Abbildung von SPIX übereinstimmen. Die Maße der Abbildung hat HAAS mit Länge 49,5, Höhe 25,5, Dicke ? genauer wiedergegeben (ein Hinweis darauf, daß HAAS das typische Material nicht in Händen hatte, sondern nur die Abbildung vermessen zu haben

scheint, liegt im Fehlen der Maßangabe für die Dicke). Noch weiter entfernt liegt IHERING, entgegen seiner Behauptung, mit seinen Längenangaben zu denen von WAGNER.

Es bestehen also ziemliche Differenzen in den Messungen der verschiedenen Autoren und die Variationsbreite dieser Maßangaben ist zu groß, um noch von Meßungenauigkeiten sprechen zu können; es scheint eher als ob verschiedene Exemplare den Untersuchungen des Holotypus zugrundegelegen hätten. Wenn IHERING tatsächlich das Originalexemplar ausgeliehen hatte, muß es inzwischen verlorengegangen sein, denn sowohl mit der Abbildung von SPIX als auch mit der von IHERING ist keines der Stücke in unserer Sammlung annähernd deckungsgleich.

Da zudem noch die Etikettierung widersprüchlich ist, möchte ich die Festlegung eines Lectotypus bzw. Neotypus der Revision durch einen Spezialisten überlassen.

Zustand des Materials: Wirbel stark korrodiert, sonst gut erhalten.

Etikettierung (Tafel L): Etikett Nr. 1 von KRIECHBAUMER, auf ihm steht „Spix t. 26.f.1.2."; das würde darauf hinweisen, daß es sich bei einem der beiden Exemplare um den abgebildeten SPIX-Typus handelt, was m. E. aber nicht stimmen kann. Etikett Nr. 2 von MODELL: auch er scheint die Unsicherheit des Materials erkannt zu haben, denn es fehlt der üblich Hinweis „Type zu..."; während die Angabe – Parreyss 1851 – sogar auf einen anderen Sammler schließen läßt. Beide Etiketten widersprechen sich demnach.

Diplodon rhombeum Spix, 1827
Tafel F, Abb. 1, 2
(in SPIX/WAGNER, S. 34, Tab. XXVIII, Fig. 1, 2)

Gültiger Name nach HAAS: *Diplodon (Rhipidodonta) rhombeus* (Wagner)

Hier ist HAAS ein Fehler unterlaufen, der Artname wurde erstmals von SPIX im Tafelteil gebracht, der Autor muß somit „SPIX" heißen.

Synonymie:

1827 *Diplodon rhombeum* Spix – Test fluv. Brasil.: 34, Tab. 28, Fig. 1, 2
1827 *Unio rhombeus* Wagner – Test. fluv. Brasil.: 34
1827 *Diplodon rotundum* Spix – Test. fluv. Brasil.: 34, Tab. 26, Fig. 3, 4
1827 *Unio rotundus* Wagner – Test. fluv. Brasil.: 34
1860 *Unio patelloides* Lea – Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia **4:** 89

Locus typicus: Rio Solimões und Zuflüsse.

Maße des der Abbildung zugrundeliegenden Exemplars:

Länge	81 mm	(3 poll. = 81 mm)
Höhe	57,2 mm	(2 poll. 1 lin. = 56,25 mm)
Dicke	35,2 mm	

Darüberhinaus gibt es noch das Bruchstück einer rechten Schalenhälfte, bei der das Hinterende fehlt.

Bemerkungen: Es handelt sich bei dem vollständigen Exemplar eindeutig um den Holotypus der Art. Es ist mit der SPIX'schen Abbildung völlig deckungsgleich und stimmt auch mit der Beschreibung überein.

Zustand des Materials: im Wirbelbereich großflächig korrodiert, sonst bis auf kleinere Randbeschädigungen gut erhalten.

Etikettierung (Tafel M): Etikett Nr. 1 von KRIECHBAUMER. Etikett Nr. 2 von MODELL, er führt als Subgenus *Cyclomya,* das nach HAAS synonym mit *Rhipidodonta* ist.

Diplodon rotundum Spix, 1827
Tafel F, Abb. 3, 4
(in Spix/Wagner S. 34, Tab. XXVI, Fig. 3, 4)

Gültiger Name nach Haas: *Diplodon (Rhipidodonta) rhombeus* (Wagner)

Synonymie: siehe *rhombeum*

Locus typicus: nicht als solcher zu bezeichnen, da die Angabe Flüsse Süd-Brasiliens zu verallgemeinernd ist.

Maße des der Abbildung zugrundeliegenden Exemplars:

Länge	38 mm	(1 poll. $4^1/_2$ lin. = 37,12 mm)
Höhe	31,4 mm	(1 poll. 2 lin. = 31,5 mm)
Dicke	15,5 mm	

Bemerkungen: Es ist, wie auch Ihering erkannte, eine juvenile Schale. Da ihm nur 1 Exemplar vorlag, muß es das typische gewesen sein, es ist nur dieses vorhanden. Es ist mit der Abbildung von Spix nahezu deckungsgleich, stimmt auch in den Merkmalen überein und ist als Holotypus von *Diplodon rotundum* zu betrachten.

Ihering erwägt bereits die Möglichkeit, daß es sich um eine Jugendform von *rhombeus* handelt und nach Haas ist *D. rotundus* mit *D. rhombeus* synonym.

Zustand des Materials: sehr gut erhalten, auch die Wirbel fast ganz unbeschädigt.

Etikettierung (Tafel M): Etikett Nr. 1 von Kriechbaumer; er führt als ersten Namen *Unio (Obovaria) variabilis* Maton an, darunter *Diplodon rotundus*. *Obovaria* ist eine auf Nordamerika beschränkte Gattung und Untergattung, von der es keine Art *variabilis* gibt. Wohl aber gibt es einen *Diplodon (Bulloideus) variabilis* (Maton). Es besteht aber keine Synonymie mit *Diplodon rotundum* Spix. Leider ist nicht mehr nachzuvollziehen, wie Kriechbaumer auf diese falsche Benennung kam. Nr. 2 ein Etikett unbekannter Herkunft; Nr. 3 Etikett von Modell.

Diplodon furcatum Spix, 1827
Tafel G, Abb. 3, 4
(in Spix/Wagner S. 35, Tab. XXVII)

Gültiger Name nach Haas: *Prisodon obliquus* Schumacher, 1817

Synonymie:

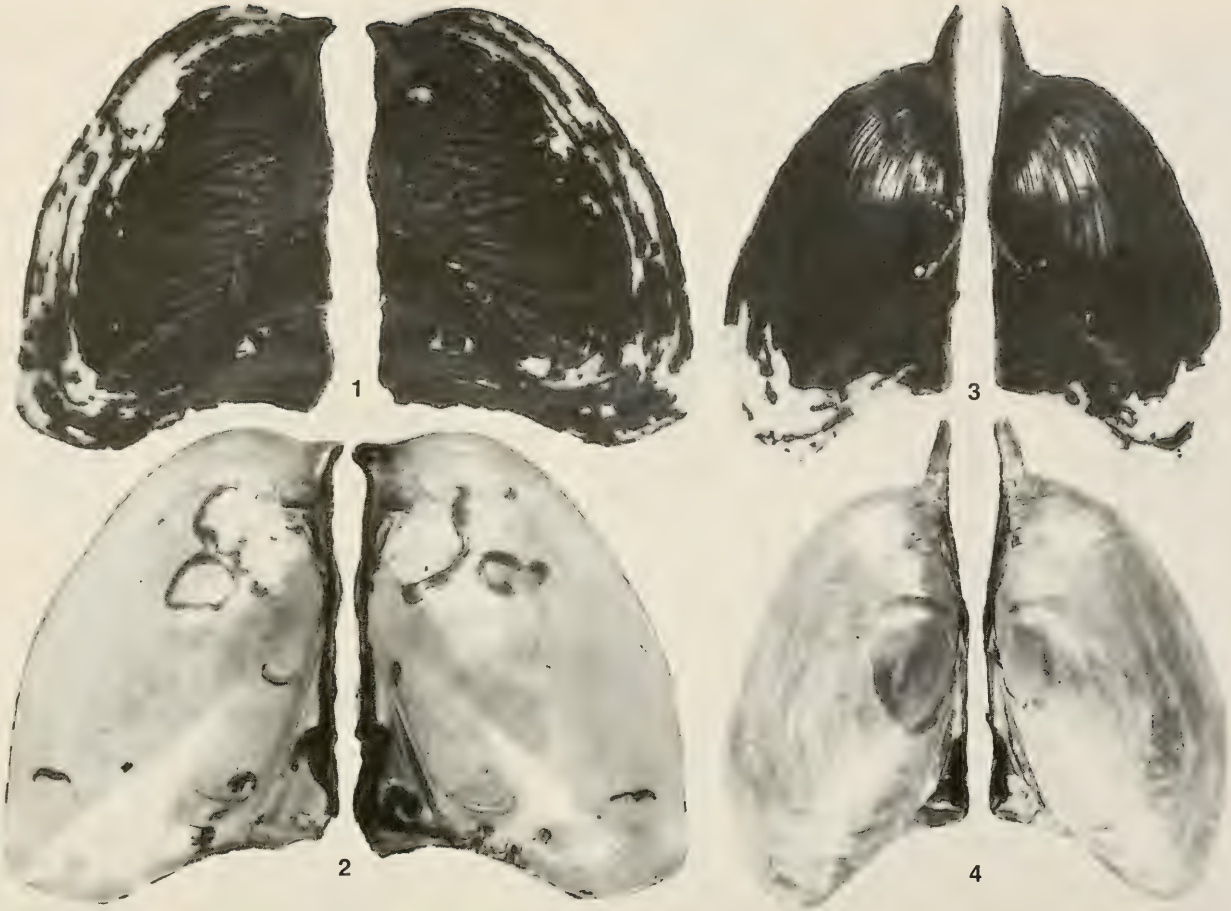
1817 *Prisodon obliquus* Schumacher – Essai nouv. Syst. Vers Testacés: **139**, Taf. 11, Fig. 2
1819 *Hyria avicularis* Lamarck – Anim. sans Vert., 6: 82
1827 *Diplodon furcatum* Spix – Test. fluv. Brasil.: 35, Tab. 27
1827 *Unio caudatus* Wagner – Test. fluv. Brasil.: 35
1841 *Hyria elongata* Swainson – Exotic Conchology: **29**, Taf. 24
1857 *Hyria castelnaudi* Hube – Moll. nouv. Amér. du Sud: **81**, Taf. 16, Fig. 1
1868 *Unio ortonii* Lea – Proc. Acad. nat. Sci. Philadelphia **12**: 161

Locus typicus: Rio Solimões.

Maße des der Abbildung zugrundeliegenden Exemplars:

Länge	104,7 mm	(3 poll. 11 lin = 105,75 mm)
Höhe	49 mm	(1 poll. 9 lin. = 47,25 mm)
Dicke	32 mm	

Bemerkungen: Ihering bemerkt lediglich, daß ihm 2 typische Exemplare vom Amazonas vorlagen, sonst macht er keinerlei Angaben zur Art. Bei Spix/Wagner sind keine Hinweise darauf zu finden, daß mehrere Exemplare vorhanden waren. In unserer Sammlung ist nur das oben vermessene Stück zu fin-



Tafel G

1, 2 *Triplodon rugosum*

3, 4 *Diplodon furcatum* (Holotypus)

den, das mit der Spix'schen Abbildung völlig deckungsgleich ist und mit der Beschreibung übereinstimmt, allerdings von den Maßangaben von Wagner ziemlich differiert (hier muß Wagner sehr ungenau gearbeitet haben, denn seine Messungen lassen sich auch mit der Abbildung nicht in Einklang bringen). Dieses Exemplar hat als der Holotypus zu gelten.

Zustand des Materials: mäßig gut. Wirbel korrodiert, der Hinterrand ist, besonders bei der rechten Schalenklappe, beschädigt und im hinteren Bereich auch die Konchinschicht stark abgeblättert.

Etikettierung (Tafel M): Etikett Nr. 1 in der Handschrift von Wagner. Nr. 2 Etikett von Roth, auf dessen Rückseite Sp. et Mart. zu lesen ist, also ein Hinweis auf die Reise von Spix und Martius. Roth führt den Namen *Hyria avicularis* Lamarck, der aber dann zugunsten des älteren *Prisodon obliquus* Schumacher synonymisiert wurde. Das Etikett Nr. 3 von Kriechbaumer bringt an erster Stelle wieder einen völlig unzutreffenden Namen, *Triquetra syrmatophora* Grovius, darunter dann den richtigen *Diplodon furcatum*. Es gibt zwar eine Untergattung von *Triplodon*, die *Triquetrana* – nicht *Triquetra* – heißt; die Art *syrmatophora* Meuschen in Gronovius findet sich aber nur in der Gattung *Paxyodon* und kann sich unmöglich auf das vorliegende Exemplar beziehen. Etikett Nr. 4 von Modell.

Triplodon rugosum Spix, 1827
Tafel G, Abb. 1, 2
(in Spix/Wagner S. 35, Tab. XXIX, Fig. 1, 2)

Gültiger Name nach Haas: *Triplodon (Triplodon) corrugatus* (Lamarck, 1819)

Synonymie:

1819 *Hyria corrugata* Lamarck – Anim. sans Vert., **6:** 82
1827 *Triplodon rugosum* Spix – Test. fluv. Brasil: 35, Tab. 29, Fig, 1, 2
1827 *Unio rugosus* Wagner – Test. fluv. Brasil.: 35
1828 *Mya angulata* Wood – Suppl. Index Testaceol.: **3**, Taf. 1, Fig. 12
1869 *Hyria exasperata* Sowerby – Conch. Icon., 17, Hyria: Taf. 2, Fig. 3
1881 *Harmandia somboriensis* Rochebrune – Bull. Soc. phil. Paris, **6:** 46, Taf. 1, Fig. 1–3
1904 *Harmandia castelneaui* Rochebrune – Bull. Mus. Hist. nat. Paris: 139

Locus typicus: Rio Solimões.

Maße des einzigen mir vorliegenden, der Etikettierung nach von Spix gesammelten Exemplars:

Länge	105,2 mm	(3 poll. 10 lin. = 103,5 mm)
Höhe	67,5 mm	(2 poll. 1 lin. = 56,25 mm)
Dicke	41,2 mm	

Bemerkungen: Die einzige Bemerkung, die man bei Ihering über die Art findet, ist: „Vier ganz untereinander und mit der Abbildung übereinstimmende Exemplare", den Ausdruck typisch verwendet er hier nicht. Im Text von Wagner läßt nichts darauf schließen, daß es sich um eine Typus-Serie mit mehreren Exemplaren handelt. Mir liegt ein einziges Stück vor, das der Etikettierung nach der Holotypus sein müßte. Es stimmt aber mit der Abbildung nicht überein, ist wesentlich breiter als das von Spix dargestellte und von Wagner vermessene Exemplar, auch der Ventralrand ist weniger stark gewölbt, so daß ich der Bestimmung von Modell als „Type zu *Triplodon rugosum*" nicht folgen kann. Auch unter dem sonstigen Material dieser Art, das sich noch in unserer Sammlung befindet, ist keines das die Aufstellung eines Lectotypus rechtfertigen könnte. Das typische Material ist also nicht mehr aufzufinden.

Zustand des Materials: im allgemeinen gut erhalten, die Konchinschicht ist entlang des Randes in einer breiten Zone abgeblättert.

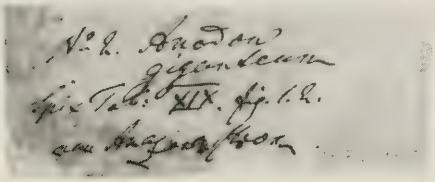
Etikettierung (Tafel M): Etikett Nr. 1 höchstwahrscheinlich von Wagner. Etikett Nr. 2 von Roth, wieder mit dem Vermerk Spix et Mart. auf der Rückseite. Nr. 3 Modell-Etikett. Sowohl Roth wie Modell stellen die Art in die Lamarck'sche Gattung Hyria.

SPIX	WAGNER	IHERING	HAAS	BEMERKUNGEN
Anodon giganteum	Anodon giganteus Spix	Anodonta trapezialis Lamarck	Anodontites (A.) t. trapesialis (Lam.)	synonym mit einer bereits 1819 von LAMARCK beschriebenen Art
Anodon anserinum	Anodon anserinus Spix	Anodonta hertwigii Ihering	Anodontites (A.) t. trapesialis (Lam.)	synonym mit der vorhergehenden Art
Anodon trapezeum	Anodon trapezeus Spix	Anodonta trapezea Spix	Anodontites (A.) trapezeus (Spix)	gute Art
Anodon rotundum	Anodon rotundus Spix	Anodonta rotunda Spix	Anodontites (A.) trapezeus (Spix)	synonym mit der vorhergehenden Art
Anodon trigonum	Anodon trigonus Spix	Anodonta trigona Spix	Anodontites (A.) t. trigonus (Spix)	gute Art
Anodon obtusum	Anodon obtusus Spix	Anodonta obtusa Spix	Anodontites (A.) obtusus (Spix)	gute Art
Anodon lituratum	Anodon obtusus Spix	Anodonta obtusa Spix	Anodontites (A.) obtusus (Spix)	synonym mit der vorhergehenden Art
Anodon radiatum	Anodon radiatus Spix	Anodonta radiata Spix	Anodontites (A.) e. exoticus (Lam.)	synonym mit einer bereits 1819 von LAMARCK beschriebenen Art
Anodon ensiforme	Anodon ensiformis Spix	Anodonta ensiformis Spix	Anodontites (Lamproscapha)ensiformis (Spix)	gute Art

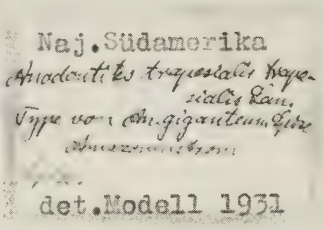
SPIX	WAGNER	IHERING	HAAS	BEMERKUNGEN
Anodon siliquosum	Anodon siliquosus Spix	Mycetopus siliquosus Spix	Mycetopoda siliquosa (Spix)	gute Art
Anodon pygmaeum	Anodon siliquosus Spix	Mycetopus siliquosus Spix	Mycetopoda siliquosa (Spix)	synonym mit der vorhergehenden Art
Anodon longinum	Anodon longinus Spix	Mycetopus longinus Spix	Mycetopoda siliquosa (Spix)	synonym mit der vorhergehenden Art
Aplodon inerme	-	Aplodon inerme Spix	Monocondylaea minuana d'Orbigny	Jugendstadium einer 1835 von ORBIGNY beschriebenen Art ?
Tetraplodon pectinatum	Unio pectinatus Wagner	Castalia ambigua Lamarck	Castalia pectinata (Spix)	gute Art
Diplodon ellypticum	Unio ellipticus Wagner	Unio ellipticus Spix	Diplodon (D.)granosus ellypticus (Spix)	gute Unterart
Diplodon rhombeum	Unio rhombeus Wagner	Unio rhombeus Spix	Diplodon (Rhipidodonta) rhombeus (Spix)	gute Art
Diplodon rotundum	Unio rotundus Wagner	Unio rotundus Spix	Diplodon (Rhipidodonta) rhombeus (Spix)	synonym mit der vorhergehenden Art
Diplodon furcatum	Unia caudatus Wagner	Hyria avicularis Lamarck	Prisodon obliquus Schumacher	synonym mit einer bereits 1817 von SCHUMACHER beschriebenen Art
Triplodon rugosum	Unio rugosus Wagner	Hyria corrugata Lamarck	Triplodon corrugatus (Lamarck)	synonym mit einer bereits 1819 von LAMARCK beschriebenen Art

Tafel H–M
Die dem typischen Material beiliegenden Etiketten

Anodon giganteus SPIX

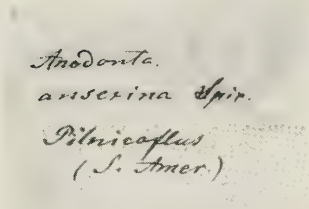


1

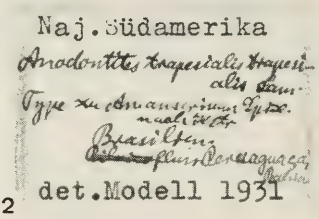


2

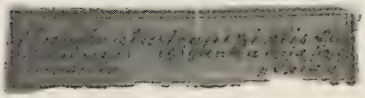
Anodon anserinus SPIX



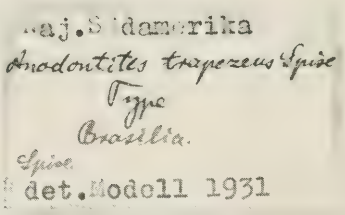
1



2

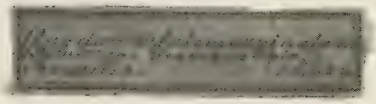


3

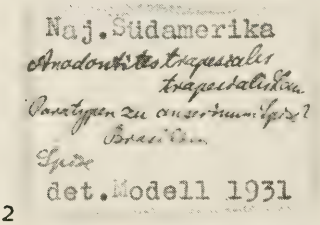


4

Anodon trapezeus SPIX



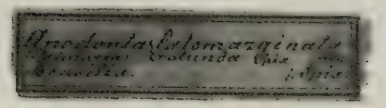
1



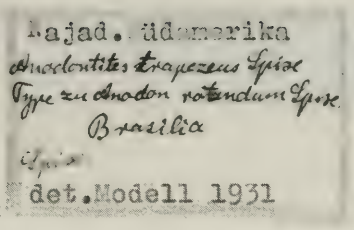
2

Tafel H

Anodon rotundus SPIX

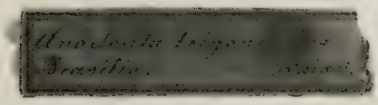


1

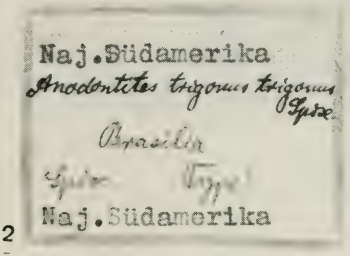


2

Anodon trigonus SPIX

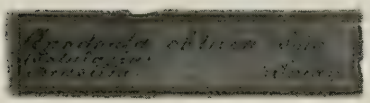


1

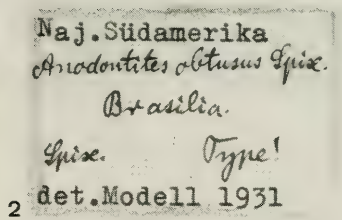


2

Anodon obtusus SPIX

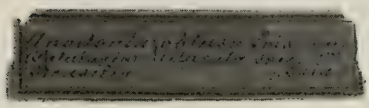


1

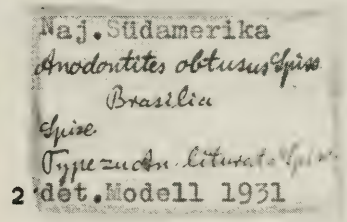


2

Anodon lituratus SPIX



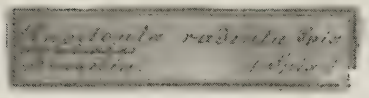
1



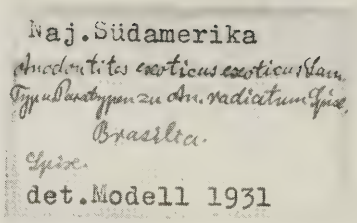
2

Tafel I

Anodon radiatus SPIX

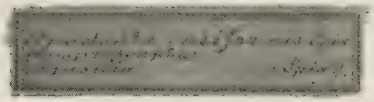


1

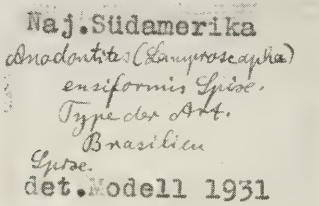


2

Anodon ensiformis SPIX

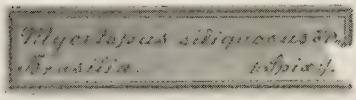


1

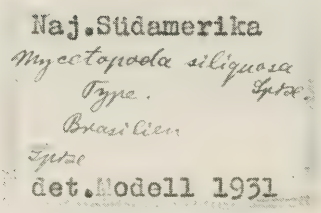


2

Anodon siliquosus SPIX

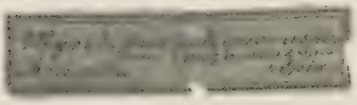


1

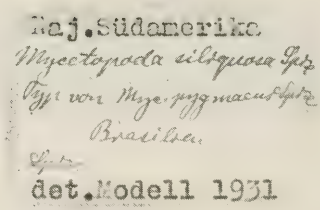


2

Anodon pygmaeus SPIX



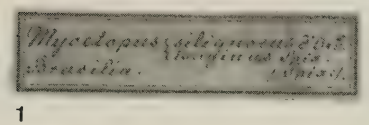
1



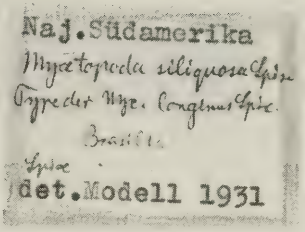
2

Tafel K

Anodon longinus SPIX

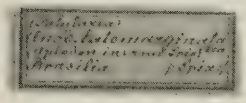


1

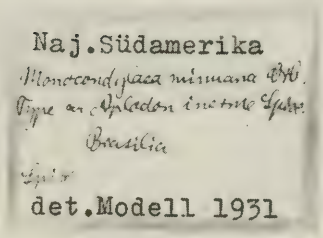


2

Aplodon inermé SPIX

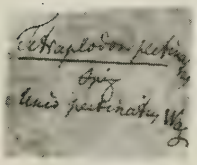


1

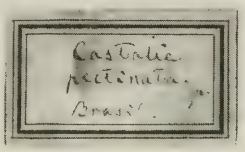


2

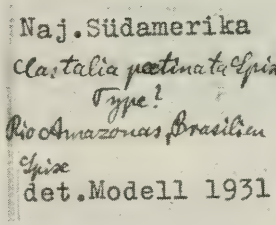
Tetraplodon pectinatum SPIX



1

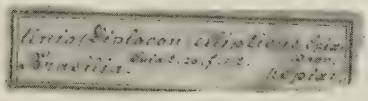


2

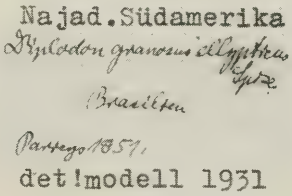


3

Diplodon ellipticum SPIX



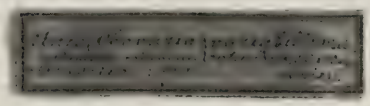
1



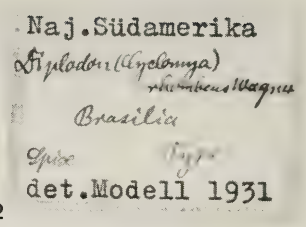
2

Tafel L

Diplodon rotundum SPIX

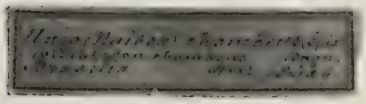


1

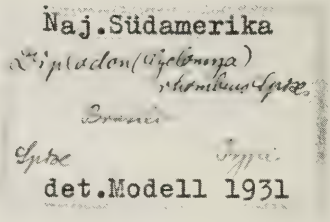


2

Diplodon rhombeum SPIX

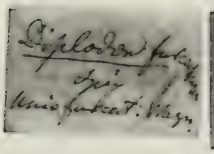


1

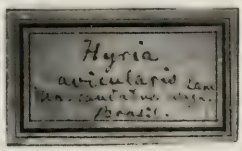


2

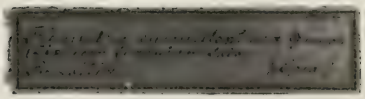
Diplodon furcatum SPIX



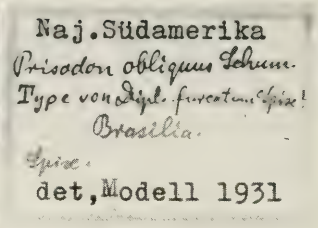
1



2

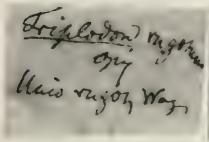


3

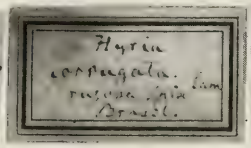


4

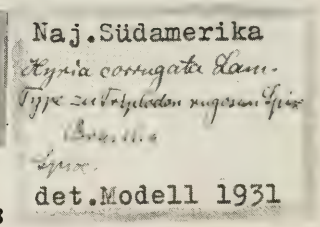
Triplodon rugosum SPIX



1



2



3

Tafel M

6. Aufstellung der Spix'schen Typen von Unionacea in der Bearbeitung und systematischen Einstufung durch einzelne Spezialisten

(siehe Tabellen S. 248 u. 249)

Von den 19 von Spix gesammelten und als neu benannten Unionaceen-Arten sind 8 gute Arten, 5 sind synonym mit einer dieser Arten und bei 6 wurde von Spix nicht erkannt, daß sie zu bereits von älteren Autoren beschriebenen Arten gehören.

Literatur

Haas, F. 1969: Superfamilia Unionacea in: Das Tierreich. – Lieferung **88** (I–X, 1–663), Berlin 1969

Ihering, H. v. 1890: Revision der von Spix in Brasilien gesammelten Najaden. – Arch. Naturgesch., Berlin **56** (117–170, 1 Tafel)

Küster, H. C. 1876: Systematisches Conchylien-Cabinet von Martini u. Chemnitz. Bd. **IX**/1, Die Gattung *Anodonta* (288 S., 4 Tafeln)

– – 1848: Dasselbe Bd. **IX**/2, Die Flußperlmuscheln *(Unio* et *Hyria),* (318 S., 100 Tafeln)

Lea, J. 1832–1874: Observations on the Genus *Unio.* – Vol. **I–XIII**, Philadelphia 1832–1874.

Orbigny, A. 1843: Voyage dans l'Amérique méridionale. – Vol. **V**, Paris

Spix, J. B. u. Wagner, J. A. 1827: Testacea fluviatilia Brasiliensia. – Herausgeber Dr. F. a Paul von Schrank und Dr. C. F. P. von Martius. München 1827 (36 S., 29 Tafeln)

Anschrift der Verfasserin:
Dr. Rosina Fechter, Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1b, D-8000 München 19

HYLA bicolor. 1. Fœm. 2. Mas

Rainette bicolore.

Tab. XIII.

SPIXIANA	Supplement 9	257–260	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Die von J. B. v. Spix in Brasilien gesammelten und von M. Perty beschriebenen Diplopoda

Von **Richard L. Hoffmann**
Radford University, Radford, Virginia
und
Hubert Fechter
Zoologische Staatssammlung München

Abstract

The four species of Brasilian Diplopoda, collected by J. B. von Spix and described by Maximilian PERTY (1833) are reviewed with comments about their possible position and identities.

Während seiner Forschungsreise durch Brasilien (Reiseroute siehe TIEFENBACHER 1983) sammelte Spix vier Arten von Diplopoden, die später (1833) von PERTY beschrieben wurden und in dieser Tiergruppe zu den Arten gehören, die am frühesten aus Südamerika überhaupt bekannt geworden sind.

PERTY's Beschreibungen gestatten heute – obwohl sie dem zu seiner Zeit üblichen Qualitätsstandard entsprechen – kaum mehr als eine Zuordnung der Tiere zu der betreffenden Diplopoden-Ordnung. Glücklicherweise wurden jedoch die Beschreibungen durch kolorierte Abbildungen ergänzt, die uns einen ziemlich guten Eindruck von den Arten vermitteln. Ein Teil, möglicherweise aber auch das gesamte Material, das PERTY in den Händen hatte, wurde später von C. L. KOCH untersucht und in seinem „System der Myriapoden" (1847) kurz erwähnt, dann jedoch in dem 1863 erschienenen, zweibändigen Werk „Die Myriapoden" ausführlich behandelt und durch gute, kolorierte Zeichnungen ergänzt. KOCH's genauere Charakterisierungen liefern zusätzliche Anhaltspunkte zur Ermittlung der Identität der PERTY'schen Arten – ein glücklicher Umstand, da nur noch von einer Art Typen-Material vorhanden ist.

Bei den aus dem Brasilienmaterial noch vorhandenen Stücken handelt es sich durchwegs um genadelte Trockenpräparate, die teilweise nur noch bruchstückhaft erhalten sind. Die zugehörigen Etiketten sind quadratisch, haben eine kräftigere, grüne Umrandung und sind in der oberen Hälfte mit zwei dünnen, grünen Zeilenlinien versehen. Dieser Etikettentyp wurde in der früheren Schausammlung unseres Museums verwendet und es ist deshalb zu vermuten, daß das nicht mehr erhaltene Material ebenfalls Bestandteil der Schausammlungen war und im Laufe der verschiedenen Manipulationen und Umquartierungen verloren gegangen ist oder zerstört wurde. Zur Geschichte der brasilianischen Aufsammlungen sei auf den Beitrag von E. G. BURMEISTER in diesem Band verwiesen. Ein Schriftvergleich läßt mühelos erkennen, daß die am Material befindlichen Etiketten von J. R. ROTH geschrieben wurden, der in der Zeit von 1843 bis 1858 unter anderem auch die Myriapoden-Sammlung betreut hat. Original-Etiketten von PERTY sind in der Myriapoden-Sammlung nicht mehr vorhanden. Wie damals üblich, erfolgte auch keine Festlegung von Typus-Exemplaren. Bei den Maßangaben von PERTY ist zu berücksichtigen, daß er als Einheit seiner Längenmaße den Bayerischen Zoll zu 12 Linien verwendete, der im metrischen Maßsystem 2,43 cm entspricht, d. h. 1 Linie = 2,02 mm. KOCH hingegen, das lassen Nachmessungen der auf seinen Tafeln eingetragenen Maßstäbe vermuten, maß in Pariser Zoll; 1 Pariser Zoll = 2,70 cm, 1 Pariser Linie = 2,25 mm. Die Maßangaben von PERTY und KOCH stimmen – abweichend von der sonstigen Beschreibung – für ein und dieselbe Art nicht immer überein. Nachmessungen an eindeutig als Originalstücke zu identifizierenden Objekten in anderen Tiergruppen (z. B. Käfer) er-

gaben, daß PERTY offensichtlich sehr genau gemessen hat. Die zum Teil beträchtlichen Abweichungen lassen sich nur so erklären, daß KOCH in manchen Fällen nicht genau dieselben Exemplare einer Art in Händen hatte, deren Maße PERTY notierte. Da PERTY leider keine Angaben über die Stückzahl der mitgebrachten Arten macht, ist diese Möglichkeit nicht auszuschließen.

Die zu jeder Art folgenden Ausführungen sind daher bestenfalls durch Auswertung der zugänglichen Indizien und entsprechende Schlußfolgerungen zustande gekommen und sollten primär als Führungslinie für künftige Forscher dienen, um aus den vermutlichen und möglichen Identitäten die richtigen herauszufinden, wenn einmal die Tausendfüßler-Fauna von Südost-Brasilien etwas besser bekannt sein wird.

1. *Polydesmus glabratus* PERTY
(= Genus *chelodesmidarum* incertae sedis)

Das einzige erhalten gebliebene Exemplar, das ziemlich sicher als einer von PERTY's Typen zu betrachten ist, ist das Trockenpräparat eines Weibchens, von dem die letzten 7 Segmente fehlen. Das zugehörige, handgeschriebene Etikett trägt die Aufschrift „2/Brasilia/Oxyurus glabratus Perty". Das Exemplar stimmt mit der Originalbeschreibung ziemlich gut überein. Wegen des Fehlens eines entsprechenden Männchens kann zur Zeit die Gattungszugehörigkeit nicht festgestellt werden. Dem ersten Eindruck nach ist man versucht, *glabratus* den großen und vielgestaltigen *Chondrodesmus*-Arten zuzuordnen, aber die genaue Untersuchung – besonders des Collums und der vorderen Paranota – läßt eher auf eine Beziehung zu den Gattungen *Gangugia* und *Arthrosolaenomeris* schließen, die beide im südlichen Teil des Amazonasbeckens vorkommen. Die bei *glabratus* auf den Paranota vorhandenen hellen Flecken deuten jedoch daraufhin, daß diese Art wahrscheinlich zu einer anderen – zweifellos unbeschriebenen – Gattung gehört.

Im Sammlungsmaterial befinden sich auch noch zwei kleinere Chelodesmiden, offensichtlich Männchen und Weibchen einer anderen Art, die mit Etiketten in derselben Handschrift versehen sind; „3/Brasilia/Oxyurus". Diesen beiden Trockenpräparaten fehlen die vorderen Segmente – einschließlich des 7. beim Männchen – es ist jedoch klar, daß sie sich zumindest in ihrer Gattungszugehörigkeit von *glabratus* unterscheiden. Die Paranota, selbst die eines Weibchens, sind viel größer und flügelartiger als bei der PERTY'schen Art, die Körperform ist schlanker etc. Diese Art gleicht keiner Chelodesmide aus Südost-Brasilien, erinnert aber vom Gesamteindruck her stark an verschiedene Gattungen der Peruanischen Anden und mitunter sogar an westindische Formen.

Obwohl PERTY und auch KOCH andeuten, daß im ursprünglichen Material von *glabratus* sowohl Männchen als auch Weibchen unterschiedlicher Größe und Proportion vorhanden waren, scheint es unwahrscheinlich, daß die beiden vorliegenden Exemplare nicht auch als *glabratus* gekennzeichnet worden wären, wenn sie Bestandteil der Originalserie gewesen wären. Aus diesem Grunde wird angenommen, daß die drei vorliegenden Stücke keine Syntypen sind und das als *glabratus* identifizierte Weibchen infolge Verlusts des restlichen Materials als Holotypus zu betrachten ist.

2. *Polydesmus conspersus* PERTY
(= *Storthotropis conspersus* (PERTY), nov. comb.)

Der Name basiert auf einem Einzelstück, vermutlich einem Weibchen, das „... in montibus Provinciae Minarum" gefangen wurde. Die Länge wurde mit 42''' (= 85 mm) angegeben und der Körper als einheitlich blaßrot beschrieben, die Oberfläche der Segmente wird als glatt bis lederartig bezeichnet und die Paranota sind mit spitzen Vorder- und Hinterecken beschrieben. Die Abbildung auf Tafel XL Fig. 8 bestätigt diese Einzelheiten.

KOCH (1863: Taf. 86, Fig. 175) veröffentlichte eine detaillierte Darstellung von demselben „Exemplar, von welchem Dr. Perty seine Beschreibung mit Abbildung entnommen hat", und vermerkt, daß das Exemplar, bevor es von ihm untersucht wurde, mehrere vordere Segmente und das Epiproct verloren hat. KOCH's Zeichnung vermittelt einen guten Eindruck von der Form der Paranota und Peritremata, zeigt aber die gesamte dorsale Oberfläche als verblaßtes Rot, wohingegen die Beschreibung im Text

feststellt, daß die Hinterecken der Paranota mit einem weißen Fleck versehen sind – ein normales Farbmerkmal für Polydesmoiden.

Die Diplopoden-Fauna von Minas Gerais ist trotz mehrerer, von Otto Schubart in der Zeit von 1945–1960 veröffentlichter Untersuchungen, keineswegs ausreichend erforscht. Bisher sind aus diesem Bundesstaat zwei Gattungen (*Storthotropis* Attems, 1938 und *Macrocoxodesmus* Schubart, 1947) bekannt, zu denen *conspersus* gehören könnte. Von diesen beiden Möglichkeiten kann *Macrocoxodesmus* ausgeschlossen werden, da die einzige bekannte Art der Gattung viel kleiner (das ♂ von *M. marcusi* Sch. ist nur 57 mm lang), auf den Metaterga ein Quersulcus vorhanden ist und die Wehrdrüsenporen nahe dem Hinterende der ziemlich ovalen Peritremata liegen.

Dagegen ergibt sich eine sehr viel bessere Übereinstimmung mit mehreren Arten von *Storthotropis*, die eine Länge von 90 bis 110 mm besitzen, nur einen verschwindenden tergalen Quersulcus und ein in die Länge gezogenes Peritrema haben, dessen Porus etwa in der Mitte der Längsachse sitzt. Der Hauptunterschied besteht darin, daß in dieser Gattung das Hinterende des Peritremas vom Rande des Paranotums als spitzer Fortsatz abgesetzt ist. Ein derartiger Unterschied ist nicht unbedingt ein Hinweis auf einen anderen Gattungsstatus und es erscheint deshalb gerechtfertigt, *conspersus* provisorisch der Gattung *Storthotropis* als dritte und kleinste Art zuzuordnen.

3. *Polydesmus scaber* Perty
(= Chelodesmidae unsicherer generischer und tribaler Stellung)

Während man für *P. conspersus* noch eine vernünftige, überzeugende Bewertung vornehmen kann, so ist bei der obengenannten Art gerade das Gegenteil der Fall. Nach einem Einzelstück aus den Bergen von Minas Gerais beschrieben, stellt *scaber* ein echtes taxonomisches Rätsel dar, da die Art nichts gleicht, was bisher aus dieser Region bekannt geworden ist. Von Koch (1863) und anderen wurde sie als Platyrhacide mißgedeutet, was in der Folge soweit ging, daß sie sogar als Typusart von *Platyrhacus* selbst festgelegt wurde (Silvestri, 1896).

Perty's kurze Beschreibung erwähnt Größe (ca. 60 mm lang), Färbung (dorsal einheitlich gräulich), Tergalstruktur („... asperatum granulis albis conspersum") und die Form der Paranota (Seitenrand mit drei oder vier Zähnen). Die Habitus-Bilder (Taf. XL, Fig. 9) bestätigen das Gesagte, zeigen aber keine wie auch immer geartete Zähnelung der Paranota sowie keinerlei Andeutung irgendwelcher Peritremata. Möglicherweise ist die betreffende Illustration fehlerhaft oder vertauscht worden.

1863 veröffentlichte Koch eine lange, ausführliche Beschreibung und Zeichnung einer Art, die er *Platyrhacus scaber* nannte. Obwohl diese Darstellung gut mit der von Perty übereinstimmt und obwohl Koch als Fundort „Brasilien" angibt, existiert kein strikter Beweis dafür, daß er tatsächlich Perty's Typus beschrieben hat, wie das im Falle von *conspersus* eindeutig festzustellen ist. Koch bezieht sich auch nicht auf Perty's Arbeit, sondern nur auf seinen eigenen Gebrauch dieses Namens von 1847. Trotzdem läßt es die allgemeine Übereinstimmung in Struktur und Fundort ein wenig unglaubhaft erscheinen, daß Koch einen Artnamen gewählt haben sollte, der dem von Perty so ähnlich ist, für etwas, was er als ein völlig anderes Tier angesehen hat. Es muß zumindest als möglich offengelassen werden, daß Koch es aus Versehen versäumte, das Werk seines Vorgängers zu erwähnen und seine Beschreibung in Wirklichkeit auf Perty's Exemplar basiert.

Zieht man eine derartige Möglichkeit in Betracht, welche zusätzlichen Informationen lassen sich dann noch aus der Koch'schen Bearbeitung gewinnen. Die Illustration ist der von Perty ziemlich ähnlich, gibt aber die Seitenränder der Paranota gekerbt und eigentlich nicht gezähnt wieder, die Wehrdrüsenöffnungen befinden sich nahezu im Zentrum der Dorsalseite des Paranotums. Obwohl das letzte Segment fehlt, erinnert das allgemeine Aussehen stark an das eines echten platyrhaciden Tausendfüßlers. Silvestri hat dann, Koch's Vorgehen folgend, offensichtlich auf der Grundlage dieser Zeichnung, *scaber* zur Typus-Art von *Platyrhacus* gewählt. Indessen ist im Umkreis von 2000 km von Minas Gerais keine Platyrhacide bekannt und Perty's Originalzeichnung zeigt deutlich den normalen Epiproct-Umriß einer Chelodesmide.

Mehrere mögliche Erklärungen sind denkbar: 1. In Minas Gerais kommt eine große Chelodesmide vor, eine, die von den übrigen Mitgliedern der bekannten Fauna total verschieden ist; 2. Es handelt sich bei der Art um eine große Batodesmine, eine Art, die dorsale Wehrdrüsenöffnungen besitzt und weder Peritremata noch dorsale Höcker hat und 3. Koch hat Perty's Typus nicht wiederbeschrieben, sondern eine echte Platyrhacide, die aus dem äußersten Nordwesten Brasiliens stammte. Bei der zweiten dieser Möglichkeiten müßte außerdem ein Irrtum in der Etikettierung erfolgt sein, da Batodesminen auf die nördlichen Anden beschränkt sind. Da alle drei Möglichkeiten bestenfalls höchst spekulativ sind und die Originalbeschreibung selbst ungenügend ist, ist es zweifellos am besten, *P. scaber* innerhalb der Chelodesmiden auf die Liste der Nomina dubia zu setzen.

4. *Julus festivus* Perty
(= Spirostreptidae unsicherer tribaler und gattungsmäßiger Zugehörigkeit)

Die Vorgeschichte dieser Art könnte genau dieselbe sein wie bei der vorhergehenden, nur mit veränderten Namen. Wiederum wurde der Name auf einem Exemplar aus Minas Gerais begründet, von dem gesagt wird, daß es mit zwei schwarzen Längsbinden versehen, rostbraun gefärbt und etwa 53 mm lang ist. Wiederum beschrieb Koch (1847, 1863) ein brasilianisches Exemplar als *Spirobolus festivus* ohne Bezug auf Perty zu nehmen, jedoch mit bemerkenswerter Ähnlichkeit zu der Art, die dieser als *Julus festivus* beschrieb.

Es gibt offensichtlich gegenwärtig keine bekannte brasilianische Spiroboloide – außer einigen wenigen, die zur Fam. Rhinocricidae gehören – mit einem zweistreifigen Rückenmuster. Jedoch wurden eine Reihe von zweistreifigen Spirostreptoiden benannt, wie *Spirostreptus volxeni, S. occoecatus* und *S. tristis* Porat, 1889 sowie *S. dipticus* Brolemann, 1903, alle aus den Bergen Südost-Brasiliens an der Grenze zwischen Rio de Janeiro und Minas Gerais. Die meisten von ihnen haben eine größere Anzahl von Segmenten als für *festivus* angegeben werden, aber möglicherweise war Perty's Exemplar nicht ausgewachsen. Gegenwärtig scheint es unmöglich, eine Mutmaßung über die Identität von *festivus* anzustellen, die über die Annahme hinausgeht, daß der Name sich eher auf eine Spirostreptide als auf eine Spiroboloide gründet. Man kann nur hoffen, daß eventuelle Feldarbeit einige lokale Arten zutage fördert, die mit Perty's Beschreibung übereinstimmen und das Bekanntwerden der Sammelplätze von Spix uns diesem Ziele einen Schritt näher bringt.

Literatur

Burmeister, E.-G. 1983: Die Geschichte der von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in Brasilien gesammelten Arthropoden und deren Bearbeitung durch M. Perty. – Spixiana, Suppl. 9, 261–264

Koch, C. L. 1847: System der Myriapoden, mit den Verzeichnissen und Berichtigungen zu Deutschlands Crustaceen, Myriapoden und Arachniden. – Verlag F. Pustet, Regensburg

Koch, C. L. 1863: Die Myriapoden. Vol. **I, II.** – Verlag H. W. Schmidt, Halle

Perty, M. 1833: Delectus Animalium Articulatorum, quae in itinere per Brasiliam Annis MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis Augustissimi peracto collegerunt Dr. J. B. de Spix et Dr. C. F. Ph. de Martius. Fasc. 3, Myriapoda Brasiliensia, p. 210–211, Tab. XL, München

Silvestri, F. 1896: I Diplopodi. Parte I. – Sistematica. Ann. Mus. Civ. Stor. nat. Genova. Ser 2a, **XVI** (XXXVI), 121–254

Tiefenbacher, L. 1983: Die Brasilienexpedition von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius. Ein Abriß. – Spixiana, Suppl. 9, 35–42

Anschriften der Autoren:
Rr. Richard L. Hoffmann, Radford University, Radford/Virginia 24142 U.S.A.

Dr. Hubert Fechter, Zoologische Staatssammlung, Maria-Ward-Str. 1b, 8000 München 19, BRD

SPIXIANA	Supplement 9	261–264	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Die Geschichte der von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in Brasilien gesammelten Arthropoden und deren Bearbeitung durch M. Perty

Von **Ernst-Gerhard Burmeister**

Zoologische Staatssammlung München

Abstract

The history of the Arthropoda collected by J. B. v. Spix and C. F. Ph. v. Martius in Brazil and their description by M. Perty

In the years 1830–1834 Perty described 622 species of Arthropoda collected by Spix and Martius in Brazil. The history of the collection of that expedition and the history of PERTY's types which were preserved in the Zoologische Staatssammlung, Munich, (ZSM) are described. The particulars of loss of the types are reconstructed beginning with the time of Perty until now.

Die von J. B. von Spix und C. F. Ph. von Martius während ihrer Brasilien-Expedition (1817–1820) gesammelten Insekten, Spinnentiere, Tausendfüßler und Asseln wurden im Jahre 1827 vom damaligen Konservator der Zoologischen Staatssammlung, Professor Schubert, an J. A. M. Perty (1804–1884) zur Bearbeitung übergeben. Dieser hat daraufhin das Insektenmaterial und die übrigen Gliedertiere bestimmt und zahlreiche Neubeschreibungen erstellt, die in dem von ihm verfaßten Band ,,Delectus Animalium Articulatorum quae in itinere per Brasiliam annis 1817–1820 . . ." in einzelnen Abschnitten von 1830–1833 erschienen sind. Das Gesamtwerk, dem ein allgemeiner Abriß über die bekannte Wirbellosenfauna Südamerikas vorangestellt wurde, trägt als Erscheinungsdatum: 1830–1834, was zu noch zu erörternden Mißverständnissen führte. Im Vorwort des Herausgebers führt MARTIUS als Wiederholung der Angaben in seinem Reisebericht (1831) 2700 Arten dieser Tiergruppe auf. Diese gliedern sich innerhalb der Insekten in 1800 Coleoptera, 120 Orthoptera, 30 Neuroptera, 120 Hymenoptera, 120 Lepidoptera, 250 Hemiptera und 100 beschriebene Diptera. Diese Angaben erwähnt auch BALSS (1926) in seiner ‚Geschichte der Zoologischen Sammlungen'. Es ist denkbar, daß bei diesen Zahlangaben nicht die Arten-, sondern die Individuenzahl der von Spix und Martius in Brasilien gesammelten Insekten gemeint ist. In seiner Zusammenfassung führt PERTY (1830–1833) nur 622 Arten auf, wobei nicht bekannt ist, wie viele Individuen ihm zu den einzelnen Arten vorgelegen haben. Dies trifft auch für die von ihm beschriebenen zahlreichen Arten zu, bei denen ein Typus nicht festgelegt ist. Vermutlich sind während der Verbindung der Zoologischen Staatssammlung mit der Akademie, die im Bereich der Zoologie in Personalunion mit dem Zoologischen Institut der Universität geführt wurde, viele Exemplare, deren Typuscharakter nicht erkannt wurde, in die Schausammlung überführt worden. Diese wurde 1944 während eines Bombenangriffs durch Brandeinwirkung vollständig vernichtet. Vermutlich waren die alten Bestände, die bereits Mitte des 19. Jahrhunderts diese Kollektion bildeten, schon zu einem früheren Zeitpunkt zerstört und ausgemustert worden. Dadurch wird es unmöglich, die Syntypen von PERTY zu rekonstruieren, da er auch bei den Einzelbeschreibungen keine Hinweise auf mehrfach vorhandene Individuen einer Art gibt. So sind auch die Größenangaben, die in der bayerischen Maßeinheit der Linien (III= 1 Linie = $^1/_{12}$ Zoll = 2,03 mm, gültig bis 1869) festgelegt sind, stets nur auf ein Einzelstück bezogen. Demnach sind aus dem gesamten noch vorhandenen Material, das von PERTY (1830–1833) beschrieben wurde und aus der Ausbeute von Spix und Martius stammt, Lectotypen festzulegen, die bei Einzelstücken, die Perty möglicherweise vorgelegen haben, mit dem PERTY'schen Original (Holotypus) übereinstimmen. PERTY (1833) hat auch weiterhin Insekten aus Südamerika und im

besonderen aus Brasilien erwähnt, deren Zugehörigkeit zur Expeditionsausbeute von Spix und Martius nicht sicher belegt werden kann. Neubeschreibungen fehlen in dieser Zusammenfassung. Auch von diesen Tieren sind heute noch Individuen in der Zoologischen Staatssammlung verfügbar. Wie aus dem Schriftwechsel von PERTY hervorgeht, bekam er Aufträge von der Akademie, größere Bestände an Insekten an private Sammler zu übergeben oder einzutauschen. Inwieweit hier auch Doubletten von Südamerika-Insekten aus den Sammlungsbeständen ausgegliedert wurden, ist nicht überprüfbar. Bevor Perty die Ausbeute zur Bearbeitung vorgelegt wurde, sind vermutlich zahlreiche Exemplare als Kuriositäten, sogar schon während Spix und Martius in Brasilien waren und Material vorausgeschickt hatten, an private Liebhaber übereignet bzw. verkauft worden, wie aus Unterlagen der Akademie hervorgeht.

Das Auffinden von sogenannten PERTY-Typen aus der Aufsammlung von Spix und Martius, die seinen Beschreibungen zu Grunde liegen, erweist sich als besonders schwierig, da nur wenige Individuen durch spätere Bearbeiter mit Typen-Schildern versehen wurden. Hierbei handelt es sich auch meist um vage Angaben, da häufig nur ein Individuum einer Serie ein Fundort- und Bestimmungsetikett trägt. Diese Etiketten (Abb. 1) stammen entweder von PERTY selbst, dessen Handschrift und Etikettenbezeichnung wie auch die der späteren Bearbeiter und Konservatoren der Zoologischen Sammlungen bei HORN und KAHLE (1935–1937) niedergelegt sind, oder von ROTH (Zoologische Staatssammlung, 1843–1858), von GEMMINGER (Zoologische Staatssammlung, 1849–1886) oder von HIENDLMAYR (1843–1921), der ab 1888 in den Sammlungen tätig war. Hinzu kommen Angaben von KRIECHBAUMER (Zool. Staatssammlg., 1858–1901), der auf seinen Etiketten sogar teilweise die Literatur-Determinatoren mitvermerkt hat. Unbekannter Herkunft sind vereinzelt auftretende Etikette auf grauem Papier mit den gleichen Linienanordnungen, wie sie auch für die Originaletiketten mit grüner Umrandung für die Neotropis verwendet wurden und die sowohl von Perty, Roth, Gemminger und Hiendlmayr benutzt wurden. Diese abweichenden Fundort- und Bestimmungszettel entstammen vermutlich der Zeit, in der Perty seine Beschreibungen verfaßte, da sie teilweise Bezeichnungen enthalten, die Perty noch während seiner Beschreibungen (1830–1833) als Synonyme aufgefallen sind und die er noch im Gesamtwerk korrigieren konnte. Die Originaletiketten mit hellgrünem Rand geben ausschließlich als Habitatsbezeichnung Brasilia an, wobei bei denen von J. R. ROTH noch eine Ziffer unbekannter Bedeutung vorangestellt wird. Auch Etiketten von SPIX selbst zeigen keine detaillierten Daten. Diese sind nach intensiven Nachforschungen in den Sammlungsbeständen der Zoologischen Staatssammlung nur bei einzelnen Hymenopteren-, Dipteren- und Heteropteren-Gruppen zu finden. Demgegenüber ist ein Großteil der Coleopteren mit den Angaben von GEMMINGER und ROTH bezettelt, wobei GEMMINGER in anderen Insektenabteilungen als Bearbeiter dieses Sammlungsmaterials zu fehlen scheint. ROTH's Etiketten treten dagegen in den verschiedensten Sammlungsbereichen und vor allem Insektenordnungen auf. So wurden fast ausschließlich von seiner Hand die Orthoptera, Hemiptera und einzelne Coleoptera etikettiert. HIENDLMAYR, der sich nach allgemeiner Meinung als wenig tatkräftig erwies, hat ausschließlich Arten innerhalb der Hemiptera mit Etiketten versehen. KRIECHBAUMER war der erste, der neuere Synonyme auf seinen Etiketten vermerkt hat. Bedauerlicherweise wurden bei allen Neuüberarbeitungen die Originaletiketten entfernt, was die Suche nach Originaltypenmaterial von PERTY außerordentlich erschwert. Die Etiketten selbst geben noch keinen Hinweis auf den Ursprung des Materials und ob dieses möglicherweise aus den Beständen der Spix-Martius-Reise in Südamerika stammt oder der Beschreibung von PERTY zugrunde lag. Zur Zeit der Beschreibung war der Begriff des Typus-Individuums noch nicht als solcher definiert und wurde auch vom Beschreiber nicht ausgewiesen. Bei den Typus-verdächtigen Tieren, deren Herkunft sehr wahrscheinlich geklärt ist und die bei PERTY (1830–1833) beschrieben wurden, handelt es sich um Individuen, die von ROTH, GEMMINGER, HIENDLMAYR und von PERTY selbst ausgezeichnet wurden. Hinzu kommen solche, die ein zusätzliches Etikett „Type Perty" tragen, deren Herkunft meist unbekannt ist. Hierher gehören sowohl handschriftliche Anmerkungen auf weißem Papier wie auch vorgedruckte Etiketten mit dem erwähnten Schriftzug und anschließendem handschriftlichen Namenseintrag. Letztere auf hellrotem Karton entstammen der Handschrift jüngerer Bearbeiter, so zum Beispiel von Hans KULZER, der zwischen den beiden Weltkriegen einzelne Bestände der Coleoptera geordnet hat.

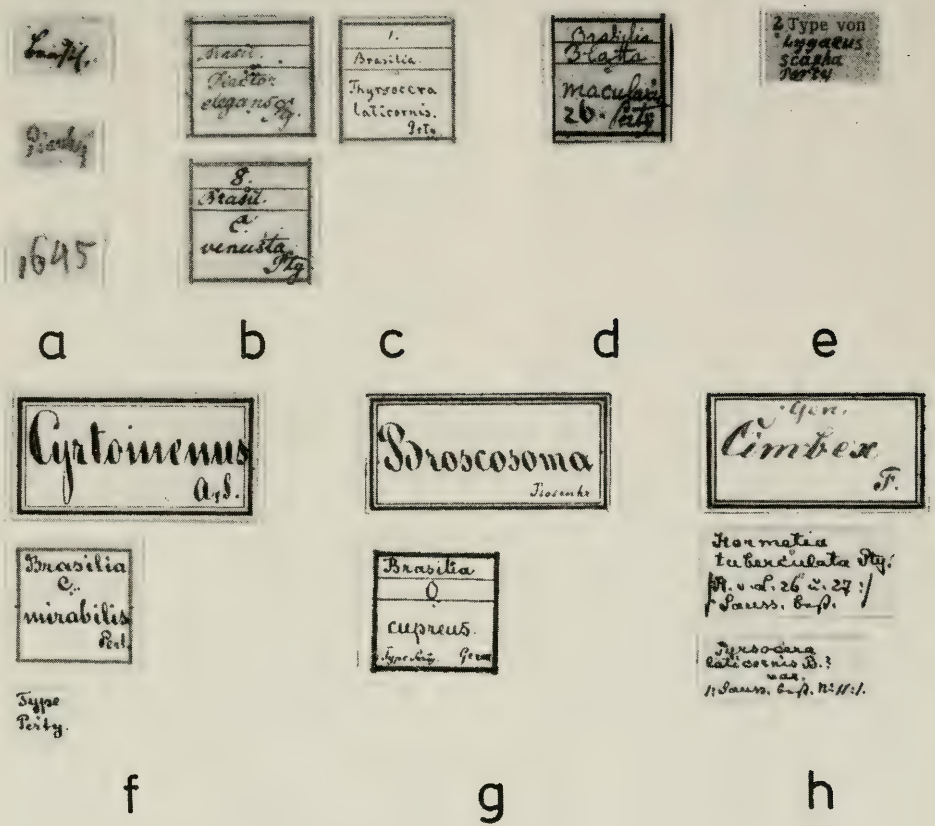


Abb. 1: Die an den Typus – Individuen von PERTY angebrachten Etiketten verschiedener Bearbeiter

a) Originalzettel von SPIX mit den Schriftzügen Brasil, Piauhy und einer vierstelligen Zahl unbekannter Bedeutung
b) Sammlungsetiketten von PERTY
c) Sammlungsetikett von ROTH
d) Etikett mit unbekannter Handschrift, möglicherweise um das Jahr 1832 beschriftet
e) Rotes Typus-Etikett mit handschriftlicher Eintragung
f) Etiketten von HIENDLMAYR beschriftet
g) Etiketten von GEMMINGER beschriftet
h) Etiketten von KRIECHBAUMER beschriftet

Die einheitlichen Etiketten (b, c, f, g) tragen einen hellgrünen Rand als Kennzeichnung für neotropische Arten

Besonders bemerkenswert sind die mit Bleistift beschrifteten kleinen formlosen Zettel bei einer Reihe Hymenoptera und Diptera, die von SPIX selbst stammen. Diese tragen meist vierstellige Zahlen, deren Bedeutung nicht bekannt ist, oder beispielsweise die brasilianische Provinzbezeichnung Piauhy (heute Piaui). Vermutlich haben sich diese Etiketten auf Grund der geringen Schau-Attraktivität dieser Insektengruppen erhalten. Andere Gruppen wurden ständig neu beschriftet und für die Schausammlung hergerichtet, wobei die alten Etiketten meist entfernt wurden.

Nicht näher bezeichnete Individuen, die nicht von früheren Bearbeitern dem Südamerika-Material und den von PERTY gekennzeichneten Tieren zugeordnet wurden, sind für die Wissenschaft verloren. Ebenso ist es möglich, daß auch nicht aus der Expeditionsausbeute stammende Individuen zu den PERTY'schen Arten gerechnet wurden. Als schwaches Indiz kann nur der Nadeltyp und die Art der Nadelung angesehen werden und die Zuordnung zum etikettierten Tier ermöglichen. Bedauerlicherweise wurden jedoch in der Folgezeit einige Individuen umpräpariert, d. h. die erste Nadel wurde entfernt, häufig wurden die Insekten auf der linken Seite genadelt, und eine zweite Nadel wurde angebracht. Durch derartige Veränderungen haben die Tiere entsprechend gelitten und vor allem stark gefährdete weichhäutige Insektengruppen fehlen entweder ganz oder es fehlen Teile wie etwa Extremitäten, Antennen und Flügel, sowie Caput und Abdomen.

Wie bereits erwähnt ist das Gesamtwerk von PERTY (1830–1833) in drei Teilen erschienen, dem dann vermutlich 1834 ein einleitender Abschnitt vorangestellt wurde. Der erste Teil mit den Käferbeschreibungen bis zu den Tenebrionidae erschien 1830. 1832 wurde der abschließende Teil der Käfer mit den Heteromera und Phytophaga sowie den Orthoptera publiziert. Der 1833 erschienene Teil umfaßt die übrigen Insekten und anderen Arthropoden, die PERTY beschrieben hat. Diese Festlegung von Erscheinungsdaten wird in Zukunft bei den Spezialisten große Verwirrung stiften, da zahlreiche Arten, die von PERTY beschrieben wurden, das Erscheinungsdatum der Publikation 1834 führen. Umgekehrt tragen Arten, die erst 1833 beschrieben wurden, die Angaben 1832 oder sogar 1830. Die Datenfestlegung ist den Angaben von HORN u. SCHENKLING (1828–29) zu entnehmen. Inwieweit durch diese Korrektur bei den einzelnen Tiergruppen PERTY'sche Arten, die bisher als Synonyme geführt wurden, durch die Priorität den gültigen Namen von PERTY erhalten oder gültige Namen von PERTY in die Synonyme verwiesen werden müssen, ist sicher nur in Einzelfällen zu klären. Hier sind die Bearbeiter der verschiedenen Gruppen angesprochen, denen hiermit das Material erschlossen werden soll, Lectotypen festzulegen oder Neotypen zu bestimmen, sofern dies nicht bereits geschehen ist. Eine Festlegung von Neotypen ist nur im Verlauf einer Revision der betreffenden Tiergruppe möglich.

Literatur

BALSS, H. 1926: Geschichte der Zoologischen Sammlungen. – In: Die wissenschaftlichen Anstalten der Ludwig-Maximilian-Universität zu München. Chronik zur Jahrhundertfeier, im Auftrag herausgegeben von Karl Alexander von Müller. – München

HORN, W., & I. KAHLE, 1935–1937: Über entomologische Sammlungen, Entomologen & Entomo-Museologie, Teil I–III. – Entomol. Beihefte **2–4**, 1–536

HORN, W. & S. SCHENKLING, 1928–1929: Index Litteraturae Entomologicae, Serie I: Die Welt-Literatur über die gesamte Entomologie bis inklusive 1863, Band **I–IV**. – Horn, Berlin

MARTIUS, C. F. Ph. 1831: Reise in Brasilien auf Befehl Sr. Majestät Maximilan Joseph I. König von Baiern in den Jahren 1817–1820 gemacht und beschrieben. – Dritter Theil. – Lindauer, München

PERTY, J. A. M. 1830–1834: Delectus animalium articulatorum, quae in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis Augustissimi peracto collegerunt Dr. J. B. de Spix et Dr. C. F. Ph. de Martius. Fol. fasc. **1.** 1830, fasc. **2.** 1832, fasc. **3.** 1833. – München

— — 1833: De Insectorum in America meridionali habitantium vitae genere, moribus ac distributione geographica observationes nonnulae. – Fol. **1–44.** – Monachii

Anschrift des Verfassers:
Dr. Ernst-Gerhard Burmeister, Zoologische Staatssammlung, Maria-Ward-Str. 1b, D-8000 München 19

SPIXIANA	Supplement 9	265–281	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Vorläufige Erfassung einiger von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in Brasilien gesammelter Insektengruppen aus der Zoologischen Staatssammlung München, die von M. Perty bearbeitet wurden.

(Blattaria, Odonata, Isoptera, Trichoptera, Heteroptera, Homoptera – Auchenorrhynchi)

Von **Ernst-Gerhard Burmeister**

Zoologische Staatssammlung München

Abstract

A preliminary study on some groups of insects collected by Spix and Martius during their Brazilian expedition, which were described by Perty and are preserved in the Zoologische Staatssammlung, Munich (ZSM).

Some species of insects collected by Spix and Martius and described by PERTY are listed here. This list contains the Blattaria, Odonata, Isoptera, Trichoptera, Heteroptera and Homoptera – Auchenorrhynchi. – Synonymies are given. – The available type material, its condition as well as the perhaps existing type material are treated. Numerous species are lost, the whole collection of Isoptera and Homoptera, too. – The lectotype of *Nephelpeltia* (Perty, 1833) (Odonata: Libellulidae) is designated. – A review of the Heteropteran species of this collection is necessary.

Die Bearbeitung des Insektenmaterials der Expeditionsausbeute von Spix und Martius durch Maximilian PERTY (1830–1834) enthält neben den sehr zahlreichen Beschreibungen von Käfern auch solche aus anderen Insektengruppen (BURMEISTER, 1983). Im folgenden soll das in der Zoologischen Staatssammlung München (ZSM) noch vorhandene Typenmaterial von PERTY, das der erwähnten Ausbeute entstammt, aus den Insektenordnungen der Blattaria, Odonata, Isoptera, Trichoptera, Heteroptera und Homoptera (Auchenorrhynchi) behandelt werden. Die Reihenfolge dieser Aufzählung entspricht jener von PERTY, der heute allgemein anerkannte phylogenetische Zusammenhänge noch nicht erkannt und so etwa die Isoptera, Odonata, Planipennia und Trichoptera zur Gruppe der Neuroptera zusammengefaßt hat. Neben einer Darstellung des noch vorhandenen Typenmaterials sollen auch solche Arten und deren Zustand nach 150 Jahren Erwähnung finden, die von Spix gesammelt und von PERTY bestimmt, jedoch von früheren Autoren bereits beschrieben worden sind. Die wenigen Synonyme, die inzwischen von PERTY'schen Artnamen auf Grund der Prioritätsregel gemacht werden mußten, zeigen die gute Kenntnis dieses Autors über die damals verfügbare Literatur. Vereinzelt hat PERTY auch die verwandtschaftliche Nähe einzelner von ihm beschriebener Arten zu bereits bekannten herausgestellt und versucht, eine Differentialdiagnose zu stellen.

Bedauerlicherweise ist festzustellen, daß das Insektenmaterial in der Folgezeit nach PERTY durch verschiedene Bearbeiter wie etwa ROTH, GEMMINGER oder HIENDLMAYR (vgl. BURMEISTER, 1983) zwar neu etikettiert, aber auch häufig umpräpariert wurde, was zum Verlust der alten Bestimmungs- und Sammlungszettel führte. Derartige Eingriffe führten dazu, daß viele Individuen dem Sammlungsmaterial, das PERTY möglicherweise vorgelegen hat, nicht mehr zugeordnet werden können und sie somit für die Wissenschaft verloren sind. Auffällig ist auch das Fehlen von Originalmaterial so attraktiver Gruppen wie etwa der Membracidae, was auf ihre Ausstellung in einer gesonderten Schausammlung zurückzuführen ist.

Es kann nicht Aufgabe des Autors sein, einzelne Insektengruppen bei dieser Gelegenheit zu revidieren und im gegebenen Fall Neotypen zu bestimmen. Solche sind von den jeweiligen Spezialisten festzulegen. Man kann annehmen, daß die von PERTY beschriebenen Arten nur in der Zoologischen Staatssammlung vorhanden und nicht an andere Institutionen oder private Sammler übergeben worden sind. Neben der Aufzählung des Bestandes werden auch die von PERTY (1830–1833) erwähnten Fundortangaben, die bei den beschriebenen Arten die ‚loci typici' charakterisieren, zitiert, wobei die Quellen wie etwa die Angaben der Reiseberichte von SPIX und MARTIUS (1823) und MARTIUS (1828, 1831) nicht berücksichtigt wurden. Angaben von SPIX, wie sie in anderen Insektengruppen noch an den Individuen vermerkt sind, fehlen bei den hier besonders erwähnten Arten.

Bei der Zusammenfassung der oben erwähnten Insektenordnungen, die mit Ausnahme der Homoptera die bisher bekannte Literatur mit einschließt und die von PERTY beschriebenen Arten gegenüber den bisher bekannten systematischen Erkenntnissen abwägt, waren beteiligt: Dr. L. Hoberlandt (Prag), Dr. G. v. Rosen (München) und die Bundesforschungsanstalt für Forst- und Holzwirtschaft (Hamburg). Diesen allen gilt mein besonderer Dank für die Hilfeleistungen.

Blattaria

Insgesamt vier Schabenarten erwähnt PERTY (1832) aus der Ausbeute von Spix und Martius, von denen er drei für die Wissenschaft neue Arten beschreibt. Von allen vier Arten ist vermutlich Originalmaterial mit Etiketten von ROTH und KRIECHBAUMER erhalten geblieben. PRINCIS (1963, 1962–1971) hat diese Gruppe überarbeitet und Lectotypen bzw. Holotypen festgelegt, in der Annahme, daß es sich um das PERTY'sche Material handelt. Bereits HUBBELL (1960) hat in zwei Fällen einen Lectotypus bestimmt, doch ist dieser nicht publiziert worden und damit hinfällig. Nach Absprache mit HUBBELL hat dann PRINCIS (schrifliche Mitteilung) diese nämlichen Lectotypen noch einmal bestimmt, jedoch ihren Zustand nicht beschrieben. Die von PERTY abgebildeten Tiere entsprechen in ihrer Färbung und den Größenangaben in ihrer allerdings sicher idealisierten Darstellung den vorhandenen Exemplaren, die diesem Material zugeordnet werden. Eine Identifizierung dieser Arten, die auch von BLANCHARD (1837) und BURMEISTER (1838) aufgeführt werden, an Hand der Abbildungen ist jedoch nicht möglich.

Blatta complanata Perty, 1832 – Panchloridae

(S. 116, Tab. XXIII, f. 1)

valid. nom. *Proscratea complanata* (Perty 1832)
locus typicus (Perty) – ‚Habitat in montibus Prov. Minarum'
locus typicus (nach Princis) – Brasilien, Minas geraes

Synonyme: keine

Lectotypus: ♂, Endglieder beider Antennengeißeln fehlen, linkes Mittelbein und rechte Hintertibia mit Tarsus fehlen sowie das Endglied des linken Hintertarsus, linke Tegmina fehlt. Das Individuum ist durch den linken Mesothorax genadelt.

Etikettierung: Lectotypus *Proscratea complanata* Perty Hubbell

Paralectotypen: 2♀♀, davon eines stark beschädigt, vor allem fehlt ein Großteil der Extremitäten. Dieses Tier trägt neben einem roten Cotypusschild ein ROTH'sches Bestimmungsetikett (1. Brasilia *Proscratea complanata* Perty) und ein Etikett von KRIECHBAUMER *(Proscratea complanata* Pty. 237 /:Sss. best. no 36:/)

Das andere Individuum (Abb. 1) trägt wie der Lectotypus nur ein rotes Typenetikett.

PRINCIS (1963, schriftliche Mitteilung) gibt leider nicht an, was ihn dazu veranlaßt hat anzunehmen, daß die drei Individuen, die in der Zoologischen Staatssammlung (ZSM) vorhanden sind, zum Originalmaterial von Perty gehören, da nur eines ein von PRINCIS klassifiziertes Originaletikett trägt (grün gerandetes Etikett von ROTH). Daß es in der Folgezeit zum Verlust von Zetteln an den beiden anderen

Individuen gekommen ist, erscheint unwahrscheinlich. Möglicherweise lagen HUBBELL Merkmale vor, die eine gemeinsame Herkunft trotz der unterschiedlichen Nadel beweisen.

Blatta sex-notata Thunberg, 1826 – Blaberidae

valid nom. *Brachycola sex-notata* (Thunberg, 1826)

Synonyme:
Blatta tuberculata Dalman, 1823 (!)
Blatta maculata Gray, 1832
Blatta rugicollis Gray, 1832
Blatta macularia Perty, 1832; S. 116, Tab. XXIII, f. 2

Von dieser Art, die PERTY aus dem Brasilien-Material bestimmt hat, sind in der Zoologischen Staatssammlung (ZSM) zwei Individuen vorhanden, die möglicherweise diesem entstammen. PERTY (1832) hat zunächst angenommen, daß es sich um eine Art handelt und sie als *B. macularia* benannt. Diese Bezeichnung trägt auch die Farbabbildung (Tab. XXIII f. 2). Während der Drucklegung ist PERTY vermutlich der Irrtum aufgefallen und er hat die Individuen der von THUNBERG (1826) beschriebenen Art zuordnen können. Warum die Art nicht den praeokupierten Namen von DALMAN (1823) trägt, ist im Augenblick der Untersuchung nicht zu erklären (s. WALKER, 1868).

Eines der Individuen (Abb. 1) ist mit einem grünen, von ROTH beschrifteten Sammlungsetikett versehen (I. Brasil, *Hormetica tuberculata* Dalm), das andere trägt auf einem schwarz gerandeten Schild mit unbekannter Handschrift das PERTY'sche Synonym (Brasilia, *Blatta macularia* Perty, 26), was darauf hinweisen könnte, daß es zur Zeit der Bearbeitung von PERTY, jedoch nicht von ihm selbst geschrieben wurde. Beide weiblichen Tiere tragen zusätzlich KRIECHBAUMER'sche Etiketten mit dem Namen *Hormetica tuberculata,* das eine mit der Beschreiberabkürzung W., das andere mit Pty. Möglicherweise handelt es sich bei einem der Individuen um den Typus der Synonym-Art.

Phoraspis leucogramma Perty, 1832 – Epilampridae

(S. 116, Tab. XXIII, f. 3)

valid. nom. *Phoraspis leucogramma* Perty, 1832
locus typicus (nach PERTY) – ‚Habitat in Bras. aequatoriali'
locus typicus (nach PRINCIS) – Brasilien

Synonyme:
Phoraspis conspersa Brullé, 1835
Phoraspis mexicana Saussure, 1862

Perty haben vermutlich mehrere Individuen dieser Art vorgelegen, von denen er ein Individuum herausgegriffen und anschließend in seinem Gesamtwerk beschrieben und abgebildet hat. Dieses Individuum wurde von HUBBELL und PRINCIS zum Lectotypus bestimmt (Abb. 1).

Lectotypus: ♀, beide Antennen fehlen ab dem Scapus, linke Vorderextremität fehlt, rechte Tegmina eingerissen. Das Individuum ist durch die linken Flügel und das Abdomen genadelt (Abb. 1).

Etikette: 1: 2. Brasilia *Phoraspis leucogramma* Prty.
Etikette: 2: *Phoraspis leucogramma* Pty. /:Sauss best. no. 5:/
Etikette: 3: Lectotypus *Phoraspis leucogramma* Perty Hubbell
Etikette: 4: *Phoraspis leucogramma* (Perty), det. K. Princis 1962
Etikett 1 – Beschriftung ROTH, Etikett 2 – Beschriftung KRIECHBAUMER

Die Klammer um den Namen Perty von PRINCIS ist nicht gerechtfertigt, da PERTY den ursprünglichen Namen der Gattung *Blatta,* den er noch auf den Abbildungen angibt, in seiner Beschreibung jedoch korrigiert und den heute noch gültigen Namen *Phoraspis* angibt.

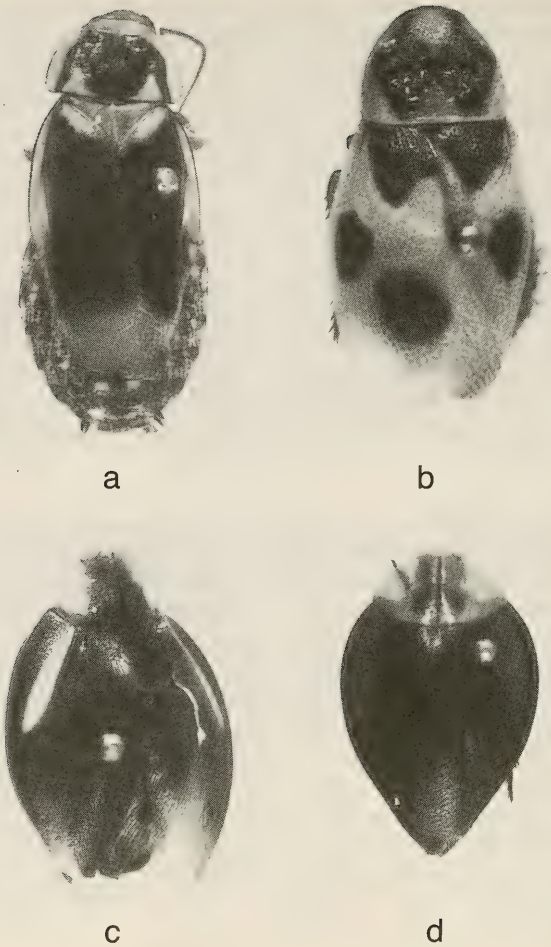


Abb. 1: Blattaria aus der Ausbeute von Spix und Martius
a) *Proscratea complanata* (Perty, 1832), ♀, Paralectotypus nach PRINCIS (1963)
b) *Brachycola sex-notata* (Thunberg, 1826) – *Blatta macularia* Perty, 1832 (s. Abb. 1. BURMEISTER 1981)
c) *Phoraspis leucogramma* Perty, 1832, ♀, Lectotypus nach PRINCIS (1963)
d) *Phoraspis fastuosa* Blanchard, 1837, von PERTY fälschlicherweise *Phoraspis leucogramma* zugeordnet, ♂ der Ausbeute von Spix und Martius

Paralectotypen: 6 Individuen (3 ♂♂, 3 ♀♀) gehören vermutlich ebenfalls zur Brasilien-Ausbeute von Spix und Martius und wurden von PERTY der Art *P. leucogramma* zugeordnet (PRINCIS schriftliche Mitteilung). Vom heutigen Erkenntnisstand sind diese Individuen jedoch der Art *Phoraspis fastuosa* Blanchard, 1837, zuzuordnen, wodurch sie ihren Syntypuscharakter verlieren. Die Cotypus-Etikettierung von HUBBELL ist dadurch ebenfalls hinfällig.

Zwei der Individuen, von denen eines wie der festgelegte Lectotypus links genadelt ist (gleicher Nadeltyp), tragen grün gerandete Etikette von ROTH: 2. Brasilia, *Phoraspis leucogramma* Prty. var., aus denen auf Grund der Varietätenbezeichnung ersichtlich wird, daß dieser und vermutlich auch Perty bereits den abweichenden Charakter von seiner beschriebenen Art *P. leucogramma* (auch Abbildung, XXIII, f. 3 bei PERTY 1832) erkannte. *Phoraspis fastuosa* Blanch. unterscheidet sich von *P. leuco-*

gramma Perty durch die fehlenden hellen vorderen Flügelflecken (Abb. 1). Dieser Unterschied veranlaßte vermutlich auch Kriechbaumer ein Individuum der Serie mit dem Namen *Phoraspis atomaria* Blanch. zu versehen, wobei es sich um eine Fehlbestimmung handelt (s. a. Burmeister 1838).

Entstammen alle 7 Individuen von *Phoraspis* aus der von Perty bearbeiteten Ausbeute, was durch die unterschiedliche Nadelung (2 Nadeln stimmen überein, mit der des bezeichneten Lectotypus) in Zweifel gezogen werden muß, so gilt für alle der Fundort: ‚Habitat in Bras. aequatoriali'

Als nicht zum Material von Perty gehörig bezeichnet Princis (1963) ein Individuum von *Phoraspis leucogramma* Perty, das ein altes schwarzgerandetes Sammlungsetikett trägt (s. Abb. 1, Burmeister 1983) mit der Aufschrift Brasilia 29. und ein Bestimmungsetikett von Kriechbaumer: *Phoraspis leucogramma* Pty. /:H. v. L. 29 Sauss. best.:/

Pseudomops laticornis Perty, 1832 – Blatellidae

(S. 117, Tab. XXIII, f. 4)

valid. nom. *Pseudomops oblongatus* (Linné, 1758)
locus typicus (nach Perty) – ‚Habitat in Brasilia aequatoriali'

Synonyme:
Pseudomops oblongatus Serville, 1831
Pseudomops (Blatta) laticornis Perty, 1832
Thyrsocera laticornis (Burmeister, 1838)

Holotypus der synonymisierten Art (nach Princis 1963): 1 ♀, linke Antenne fehlt bis auf den Scapus, beide Mittelbeine, rechtes Hinterbein und linker Hintertarsus fehlen, Flügel am Ende stark eingerissen (Tegmina und Unterflügel).

Etikettierung: 1: 1. Brasilia *Thyrsocera laticornis* Prty.
Etikettierung: 2: *Tyrsocera laticornis* B.? var. /:Sauss. best. no. 11:/.
Etikettierung: 3: Holotypus *Blatta laticornis* Perty ♀ K. Princis 1962
Etikettierung: 4: Holotypus Zool. Staatssammlg. München
Etikett 1 – Beschriftung Roth,
Etikett 2 – Beschriftung Kriechbaumer.

Perty's *Blatta laticornis* (die Abbildung trägt den Gattungsnamen *Bl.* in der Beschreibung wird *Pseudomops* angegeben) ist das Weibchen von *Pseudomops oblongatus* (L.), von dem das Männchen Perty vermutlich bekannt war, da er auch dieses erwähnt. Perty ist eine gewisse Übereinstimmung aufgefallen. Inzwischen ist bekannt (Princis, 1963), daß die beiden dunklen Flecken auf dem Pronotum, die für *P. oblongatus* als charakteristisch angegeben wurden, sehr variabel sind und so auch bei dem von Perty beschriebenen Individuum fehlen.

Odonata

Auf die Beschreibung der Orthoptera folgt bei Perty (1830–1833) die der Neuroptera. Zu diesen zählt Perty entsprechend dem damaligen Wissensstand auch die Libellen, die auf Grund des Flügelgeäders mit den Netzflüglern zusammengefaßt wurden. Heute werden sie gemeinsam mit den Ephemeroptera an die Basis des Pterygoten-Stammbaumes gestellt, da sie zahlreiche ursprüngliche Merkmale zeigen. Demgegenüber stehen die echten Neuroptera (Planipennia, Raphidioptera, Megaloptera) gemeinsam mit Coleoptera, Hymenoptera und Mecopteroidea (Mecoptera, Diptera) als holometabole Insekten an der Spitze des Systems der Insekten.

Perty (1833) führt in seinem umfassenden Werk 4 Libellenarten auf, von denen er drei Neubeschreibungen verfaßte. Drei Individuen, die auf Grund der Präparationsart stark beschädigt sind, gehören vermutlich zur Ausbeute von Spix und Martius und lagen Perty für seine Beschreibung vor. Die ur-

spüngliche Färbung der Tiere ist heute nicht mehr sicher zu erkennen, da sie stark nachgedunkelt sind. Hier muß auf die handcolorierten Abbildungen bei PERTY verwiesen werden.

Angaben zur Systematik neotropischer Odonata sind den Zusammenfassungen von HAGEN (1861), CALVERT (1892–1908) und RIS (1916) zu entnehmen. Das in der Literatur durchwegs vermerkte Beschreibungsjahr von 1834 ist in 1833 zu korrigieren.

Libellula fasciata Fabr. – Libellulidae

valid. nom. *Zenitoptera fasciata* (Linné, 1758) – p. 545 No. 12, ♂
Synonym:
Zenitoptera americana (Linné) 1758) – p. 545 No. 16, ♀

Von dieser Art ist ein umpräpariertes und getütetes Individuum in der Zoologischen Staatssammlung München (ZSM) vorhanden. Es ist mit einem Fundortetikett von ROTH versehen, das jedoch unter der Bezeichnung ‚15. Brasilia' abgeschnitten ist. Zudem sind Bestimmungsetikette von RIS (*Zenitoptera americana* L.) und v. ROSEN (*Zenitoptera fasciata* L.) in der Tüte vorhanden. PERTY hat den falschen Beschreibernamen angegeben, wie auch aus ZIMSEN (1964) hervorgeht. Das Individuum war ursprünglich genadelt und das Abdomen durch einen eingezogenen Grashalm gestützt, eine Präparationsmethode, die auch heute noch angewandt wird. Die Nadel wurde später entfernt und die Flügel zusammengelegt. Dem weiblichen Tier fehlt der Kopf, ein Teil der Extremitäten und die abdominalen Endsegmente (ab. 6. Segm.). Hinweis auf die Zugehörigkeit des Tieres gibt vor allem das Etikett von ROTH.

Libellula lais Perty, 1833 – Libellulidae

(S. 116, Tab. XXV, f. 2)

valid. nom. *Perithemys lais* (Perty, 1833)
locus typicus (PERTY) – ‚Habitat ad flumen S. Francisci'

Typus: galt bisher als verschollen, da in der Zoologischen Staatssammlung München (ZSM) keine Belegexemplare auffindbar waren.

G. von ROSEN konnte im Museum Bonn 1982 jedoch zwei Typus-Exemplare (1 ♂, 1 ♀) mit Originalbeschriftung und Typus-Kennzeichnung finden, die BUCHHOLZ, der eine Revision dieser Gattung plante, ausgeliehen hat. Dieser hat die im Prinzip erhaltenen Exemplare bearbeitet und möglicherweise bereits Genitalzeichnungen angefertigt, die jedoch nie veröffentlicht wurden. Eine Festlegung des Lectotypus und Paralectotypus muß zu einem späteren Zeitpunkt folgen, wenn beide Individuen dem Bearbeiter vorliegen.

Libellula phryne Perty, 1833 – Libellulidae

(S. 116, Tab. XXV, f. 3.)

valid. nom. *Nephepeltia phryne* (Perty, 1833)
locus typicus (Perty) – ‚Habitat in Provincia Piauhiensi'

Synonyme:
Nannophya phryne Hagen, 1867
Nannothermis phryne Karsch, 1889
Nephepeltia phryne Kirby, 1890

Lectotypus: ♂, Antennen fehlen, Kopf angeklebt, Tarsenendglied des rechten Hinterbeines fehlt, Costa des linken Vorderflügels vor dem Spitzendrittel gebrochen, Hinterleib ab dem dritten Abdominalsegement fehlend, Genitalarmatur des sekundären Genitalapparates an der Hinterleibsbasis erhalten (Abb. 2). Im Gegensatz zur Darstellung von PERTY (1833) haben beide erhaltenen Individuen einen

mehr bläulichen Ton des Thorax, auch fehlen bei PERTY's Abbildung die gelben segmentalen Lateralmakel am Abdomen, die er jedoch in der Beschreibung erwähnt.

Etikettierung: 1: 17. Brasilia *L. Phryne* Prty.
Etikettierung: 2: *Nephepeltia phryne* Pty., det. Dr. F. Ris
Etikettierung: 3: Type von Perty Del. an.

Etikett 1 – Beschriftung ROTH,
Etikett 3 – rotes Typenschild, Handschrift nicht zuzuordnen.

a

d

Abb. 2: *Nephepeltia phryne* (Perty, 1833) zwei Individuen der Originalausbeute von Spix und Martius
a) ♂, Lectotypus
b) ♂, Paralectotypus

Auf Grund des alten, grün gerandeten Sammlungszettels mit der Beschriftung von ROTH, wurde dieses Individuum zum Lectotypus gewählt. Dieses Individuum und das ebenfalls vorhandene zweite besitzen das gleiche Bestimmungsetikett von RIS und das gleiche Typus-Schild.

Paralectotypus: 1 ♂, bei diesem ist der Hinterleib und der primäre Genitalapparat erhalten, dagegen fehlt ein Großteil der Extremitäten und beide rechten Flügel (Abb. 2).

Agrion filiola Perty, 1833 – Coenagrionidae

(S. 116, Tab. XXV, f. 3.)

valid. nom. *Telebasis filiola* (Perty, 1833)

locus typicus (Perty) – ‚Habitat in montibus Prov. Minarum'

Synonyme:

Telebasis filiola (Perty) Calvert 1902 – fälschlicherweise gibt RIS (1916) als Beschreiber CALVERT (1892–1908) an und führt PERTY nur in Klammern

Erythragion filiola Selys, 1876

Typus: verschollen, mögliche Syntypen fehlen ebenfalls in der Zoologischen Staatssammlung München (ZSM).

Isoptera und Trichoptera

Auch diese beiden Insektengruppen, die heute verwandtschaftlich weit getrennten Gruppen wie den Paurometabola bzw. Holometabola angehören, zählte PERTY (1833) zu den ebenfalls holometabolen Neuroptera. Vermutlich hat ihn auch hier das Flügelgeäder mit seinen Queradern zu dieser Klassifizierung verleitet. Die Isoptera werden heute mit den Blattaria zu den Blattodea zusammengefaßt. Die Trichoptera bilden gemeinsam mit den Lepidoptera eine Gruppe der Holometabola. Da jedoch die Biologie zur Zeit der vorliegenden Beschreibungen und damit auch die Entwicklung der Insekten nicht bekannt war, kam es zu derartigen Fehleinstufungen.

Aus der Aufsammlung von Spix und Martius lagen PERTY (1833) 4 Termitenarten und eine Trichopterenart vor, die er bestimmt oder neu beschrieben hat. Von den Termiten besaß er teilweise mehrere Individuen der verschiedenen Stadien, die er abgebildet hat. Im folgenden sollen die Termiten und die Köcherfliege entsprechend der Reihenfolge von PERTY aufgeführt werden. Der erste Name entspricht der Angabe von PERTY, gemeinsam aufgeführt mit der Seitenzahl und Abbildungsnummer in seinem Werk (1830–1834), anschließend erscheint die systematische Klassifizierung der Arten, die Spix und Martius aus Brasilien mitbrachten. Individuen der Isoptera, die bei SNYDER (1949) systematisch erfaßt sind, und der Trichoptera, die FISCHER (1960–1973) aufführt, sind in der Zoologischen Staatssammlung nicht vorhanden oder nicht auffindbar und müssen als verschollen gelten. Dies trifft auch für die beiden möglicherweise zu erwartenden Typus-Individuen zu.

Isoptera: nach PERTY 1933 – Neuroptera, Planipennia, Hoplophora (Planipennia: Mantispariae)

Termes fatale Fabr. (Perty, Del. an. S. 127, Tab. XXV, f. 8.)

PERTY: ‚Habitat per omnem fere Brasiliam intratropicam', er gibt an, daß auch MARTIUS (1828) diese Termite in seinen Reiseberichten erwähnt.

Termes fatalis Linné, 1758 – Termitidae

Termes destructor De Geer, 1778

Termes fatale Fabricius, 1781

Termes fatalis Emerson, 1925

Termes fatale Kemner, 1934

Mirotermes (Microtermes) acutinasus Emerson, 1925

Die Synonymie dieser Art ist nicht vollständig geklärt. Bei *Termes fatalis* L. bzw. *Termes fatale* Fabr. handelt es sich um eine westafrikanische Art, der PERTY seine Termite aus Brasilien zuordnete.

Demgegenüber erwähnt BURMEISTER (1838) und WALKER (1852) aus Brasilien *Termes molestus* Klug (Burm. Handb. Ent.). Zu dieser Art erwähnt WALKER (1852) die von PERTY angegebene Art *T. fatale* als Synonym wie auch *Termes cumulans* Kollar.

Termes destructor Fabr. (Perty, Del. an. S. 127, Tab. XXV, f. 9.)

PERTY: ‚Habitat per omnem Brasiliam intratropicam'.

Hier erwähnt PERTY, daß ihm nur ein Individuum vorliegt. Diese Art gilt nach SNYDER (1949) als nicht klassifiziert. ZIMSEN (1964) gibt für diese von FABRICIUS beschriebene Art folgendes Zitat an:

79. *Termes destructor* Spec. Ins. I. p. 396. 2 „in Americae meridionalis insulis, in India orientali...". (Ent. Syst. II p. 89. 2) – Kiel 1 specimen = *N. nigriceps* Haldemann, Emerson det. 1957

EMERSON hat 1919 eine zu den Kalotermitidae gehörende Art – *Calcaritermes nigriceps* Emerson bezeichnet, die aus Kartabo (Britisch Guiana) stammt, die möglicherweise mit der Art identisch ist, die FABRICIUS beschrieben hat, was jedoch nicht geklärt werden kann.

Termes nasutum Perty, 1833 – Rhinotermitidae
(S. 127, Tab. XXV. f. 9.)

valid. nom. *Rhonotermes nasutus* (Perty, 1833)

bei SNYDER wird als Publikationsjahr 1830 angegeben

locus typicus: (PERTY) – ‚Habitat per Brasiliam septentrionalem'.

Synonyme:

Termes (Rhinotermes) nasutus Hagen, 1858
Rhinotermes taurus Desneux, 1904
Rhinotermes (Rhinotermes) nasutus Holmgren, 1911
Rhinotermes nasutus Holmgren, 1912
Rhinotermes (Rhinotermes) nasutus Emerson, 1925
Rinotermes nasutus Snyder, 1926

Typus und Syntypen: verschollen, mehrere Individuen, die PERTY erwähnt, seien einer Beschreibung von DEGEER ähnlich.

Termes flavicolle ? Fabr. (PERTY, Del. an. S. 128, Tab. XXV, f. 11.–14.)

PERTY: ‚Habitat per Brasiliam septentrionalem'

Kalotermes flavicollis (Fabricius, 1793) – Kalotermitidae

Termes flavicollè Fabricius, 1793
Termes flavicollis Lucas, 1849
Calotermes flavicollis Hagen, 1858
Eutermes flavicollis Perris, 1876

Termes lucifugus Rossi, 1792
Hemerobius marginalis Rossi, 1792
Calotermes marginalis Jacobson, 1904
Calotermes flavicollis Sjöstedt, 1926

Trichoptera: nach PERTY 1833 – Neuroptera, Plicipennia

Phryganea maculata Perty, 1833 – Hydropsychidae
(S. 129, Tab. XXV, f. 16.)

valid. nom. *Macronema maculatum* (Perty, 1833)

die zeitliche Publikationsangabe von FISCHER (1963) – 1830–1834 – ist zu korrigieren

locus typicus: (PERTY) – ‚Habitat inter St. Pauli civitatem et Villam riccam'

Synonym:

Macronema tuberosum Ulmer, 1905

Typus und mögliche Syntypen: verschollen

Bemerkenswerterweise erwähnt WALKER bereits 1852 diese Art aus dem Bestand des Britischen Museums in London mit der gleichen Fundortangabe ‚St. Paul, Brasil'.

Heteroptera

Insgesamt 32 Wanzenarten erwähnt PERTY (1833) aus der Ausbeute von Spix und Martius. Von diesen hat er 30 Arten neu beschrieben, davon sind in der Zoologischen Staatssammlung München (ZSM) einige Individuen aus dem Originalmaterial vorhanden. Diese Tiere tragen zum Teil die grün gerandeten Sammlungsetiketten mit handschriftlichen Eintragungen von PERTY, ROTH oder HIENDLMAYR. Hinzu kommt ein kleines Etikett mit dem Schriftzug HIENDLMAYR's: Type Perty. Inwieweit diese Bezeichnung zurecht angebracht wurde, kann im Augenblick dieser Erfassung nicht abgeschätzt oder überprüft werden. Hier bei den Heteroptera ist eine gründliche Bearbeitung und Revision dringend erforderlich, die auch eine Lectotypenfestlegung zur Folge haben sollte. Als Schwierigkeit erweist sich das Fehlen systematischer Kataloge aus Südamerika. Innerhalb der Heteroptera ist nur die Familie der Reduviidae von WYGODZINSKY (1949) bearbeitet worden. Bei der systematischen Bearbeitung der Gruppe ist man auch heute noch auf die älteren Angaben angewiesen, die wie die von LETHIERRY & SEVERIN (1893, 1894), KIRKALDY (1909) und HUSSEY (1929) hier als Unterlage dienen. Besonders bei den Wanzen ist es zu sehr unterschiedlichen Publikationsdaten von PERTY in der Literatur gekommen. Hier ist in Zukunft ausschließlich das Jahr 1833 anzugeben. Im folgenden werden bei der systematischen Aufzählung der von PERTY erwähnten Arten und der in der Zoologischen Staatssammlung möglicherweise vorhandenen, zu diesem Material gehörenden Individuen die aus der Literatur angegebenen Jahreszahlen zitiert. Als Hinweis der Zugehörigkeit zum PERTY'schen Material dient neben der Etikettierung auch die Präparation, bzw. der Nadeltyp oder die Art der Nadelung. Doch gerade bei den Wanzen sind häufig neben der Nadel meist im Scutellum links oder sogar im Pronotum links Löcher ehemals vorhandener Nadeln vorhanden. Die Umpräparation hat sicher auch häufig zum Verlust der Originaletiketten geführt. Auf Grund der farbigen Abbildungen von PERTY lassen sich möglicherweise vorhandene Typen nicht zuordnen. Typenbezeichnungen von HIENDLMAYR (s. o.) befinden sich nur an Angehörigen der Familien Cydnidae, Pentatomidae und Pyrrhocoridae. Die übrigen Familien, von denen auch Individuen mit den Bestimmungszetteln von HIENDLMAYR, ROTH und PERTY versehen sind, wurden möglicherweise bisher nicht nach Typusmaterial von PERTY durchgesehen. Erstaunlich ist, daß von den Reduviidae nur zwei fragliche Individuen vorhanden sind, da doch gerade diese Familie von WYGODZINSKY in den Jahren 1954 und 1958 sowie von VILLERS 1956 in der Zoologischen Staatssammlung München bearbeitet wurde.

Die folgende Aufstellung der von PERTY beschriebenen Arten aus Brasilien (PERTY, 1833) enthält den von PERTY bezeichneten Namen, sein Zitat aus Delectus Animalium Articulatorum (1830–34), den Locus typicus, den heute gültigen Namen aus der Literatur (!) und Angaben zur Etikettierung der in der Staatssammlung vorhandenen Individuen. Zahlreiche Individuen sind mit gleichen Etiketten und der Beschriftung von PERTY vorhanden, die als ‚nomina nuda' bisher angesehen werden müssen.

Heteroptera – Geocorisae

Scutelleridae

1. *Scutellera decorata* Perty, 1833
(S. 164, Tab. XXXIII, f. 1.)
‚Habitat ad Amazonum flumen'
– *Pachycoris torridus* (Scopoli, 1772)
Typus der Synonym-Art: verschollen

2. *Scutellera dichroa* Perty, 1833
(S. 164, Tab. XXXIII. f. 2.)
‚Habitat in Provincia Bahiensi'
– *Agonosoma trilineata* (Fabricius, 1781)
Typus der Synonym-Art: verschollen

3. *Scutellera latipes* Perty, 1833
(S. 164, Tab. XXXIII. f. 3.)
‚Habitat ad Amazonum flumen'
– *Stiretrus latipes* (Perty, 1830)
Typus: 1 Individuum mit der Typenbezeichnung von Hiendlmayr und einem roten Typusetikett (Sammlungsetikett Hiendlmayr)
Die Legende von Perty's Abbildung weist für diese Art den Namen *Scutella eupoda* auf.

4. *Scaptocoris castanea* Perty, 1833
(S. 166, Tab. XXXIII. f. 5.)
‚Habitat in Provincia Piauhiensi'
– *Scaptocoris castaneus* (Perty, 1830)
Typus: 1 Individuum mit der Typenkennzeichnung von Hiendlmayr (Sammlungsetikett Hiendlmayr), 5 Individuen mit gleichem Nadeltyp, Etikett: alte Sammlung

5. *Cydnus mirabilis* Perty, 1833
(S. 166, Tab. XXXIII, f. 6.)
‚Habitat in Provincia Piauhiensi'
– *Cyrtomenus mirabilis* (Perty, 1834)
Typus: 1 Individuum mit der Typenkennzeichnung von Hiendlmayr, (Sammlungsetikett Hiendlmayr).
Die Legende von Perty's Abbildung weist für diese Art den Namen *Cydnus mutabilis* auf. Dies ist vermutlich der ältere Name (vergleiche Blattaria).

6. *Pentatoma macraspis* Perty, 1833
(S. 166, Tab. XXXIII, f. 7)
‚Habitat in Provincia St. Pauli'
– *Dinocoris macraspis* (Perty, 1834)
Typus: 1 Individuum mit der Typenkennzeichnung von Hiendlmayr, mit einem roten Etikett: Holotypus und einem Schild „alte Sammlung" (Sammlungsetikett Hiendlmayr)

7. *Pentatoma quadrispinum* Perty, 1833
(S. 167, Tab. XXXIII, f. 8.)
‚Habitat in Provincia St. Pauli'
– *Edessa grandispina* (Perty, 1834)
Typus: verschollen – mögliche Syntypen fehlen.

8. *Pentatoma leucogrammum* Perty, 1833
(S. 167, Tab. XXXIII, f. 9.)
‚Habitat in Brasilia aequatoriali'
– *Edessa leucogrammum* (Perty, 1834)
Typus verschollen – mögliche Syntypen fehlen.

9. *Pentatoma macrocnemis* Perty, 1833
(S. 167, Tab. XXXIII. f. 10.)
‚Habitat in Provincia Bahiensi'
– *Euthyrhynchus macrocnemis* (Perty, 1834)
Typus: 1 Individuum mit der Typenkennzeichnung von Hiendlmayr (Sammlungsetikett Hiendlmayr)

10. *Pentatoma acroleucum* Perty, 1833
(S. 168, Tab. XXXIII, f. 11.)
‚Habitat in montibus Provinciae Minarum'

– *Arocera acroleuca* (Perty, 1834)
Typus: 1 Individuum mit der Typenkennzeichnung von HIENDLMAYR und ein Bestimmungsetikett (Sammlungsetikett HIENDLMAYR) 2 ebenfalls zweimal genadelte Individuen mit gleichem Nadeltyp und dem Schild: alte Sammlung

11. *Dinidor mactabilis* Perty, 1833
(S. 168, Tab. XXXIII, f. 12.)
‚Habitat in Brasilia aequatoriali'
– *Dinidor mactans* (Fabricius, 1798)
Typus der Synonym-Art: verschollen
Die Legende von PERTY's Abbildung weist für diese Art den Namen *Dinidor mutabilis* auf. HOBERLAND (schriftliche Mitteilung) gibt als mögliches Synonym auch *Dinidor maculatus (Cimex maculatus* Fabricius, 1758) an.

12. *Phlaea livida* Perty, 1833
(S. 168, Tab. XXXIII. f. 13.)
‚Habitat in Prov. Piauhiensi'
– *Dryptocephala brullei* (Del Castelnau, 1832)
Typus der Synonym-Art: verschollen
Die Legende von PERTY's Abbildung weist bei dieser Art den Gattungsnamen *Storthia auf.*

Coreidae

13. *Coreus serrulatus* Perty, 1833
(S. 169, Tab. XXXIII, f. 14.)
‚Habitat prope Sebastianopolin'
– *Bardistes serrulata* (Perty, 1830)
Typus: verschollen (oder nicht ausgezeichnet)
Je ein nicht ausgezeichnetes Individuum mit einem von GEMMINGER bzw. ROTH beschrifteten Sammlungsetikett vorhanden.

14. *Coreus cornutus* Perty, 1833
(S. 169, Tab. XXXIII. f. 15.)
‚Habitat in Brasilia aequatoriali'
– *Nemanotus lunatusde* (Del Castelnau, 1832)
Typus der Synonym-Art: verschollen (oder nicht ausgezeichnet)
ein Individuum mit einem Sammlungsetikett von ROTH vorhanden, diesem wurden drei umpräparierte Tiere hinzugesteckt.

15. *Coreus sculptus* Perty, 1833
(S. 169, Tab. XXXIII. f. 16.)
‚Habitat in montibus Provinciae Minarum'
– *Eubule sculpta* (Perty, 1830)
Typus: verschollen (oder nicht ausgezeichnet)
Drei Individuen mit gleichem Nadeltyp und einem Nadelloch vorhanden, von denen eines ein Sammlungsetikett von HIENDLMAYR trägt.

16. *Diactor elegans* Perty, 1833
(S. 170, Tab. XXXIV, f. 1.)
‚Habitat in Brasilia aequatoriali'
– *Diactor bilineatus* (Fabricius, 1803)
Typus der Synonym-Art: verschollen (oder nicht ausgezeichnet)
Drei umpräparierte Individuen mit gleichem Nadeltyp vorhanden, von denen ein gut erhaltenes ein Sammlungsetikett von PERTY trägt.

17. *Merocoris tristis* Perty, 1833
(S. 171, Tab. XXXIV, f. 2.)
‚Habitat in Provincia Piauhiensi'
– *Merdous tristis* (Perty, 1830)
Typus: verschollen (oder nicht ausgezeichnet)
Ein zuerst links, dann in der Mitte des Scutellums genadeltes Individuum mit einem Sammlungsetikett von ROTH vorhanden.

18. *Pachylis hopei* Perty, 1833
(S. 171, Tab. XXXIV, f. 3.)
‚Habitat ad Amazonum flumen'
– *Molchina hopei* (Perty, 1830)
Typus: verschollen (oder nicht ausgezeichnet)
Zwei Individuen vorhanden, von denen eines zuerst durch das Pronotum, das andere durch das linke Corium genadelt wurde. Das erste Individuum trägt ein Sammlungsetikett von HIENDLMAYR und einen kleinen Fundortzettel: Surinam.

19. *Anisoscelis ruficrus* Perty, 1833
(S. 171, Tab. XXXIV. f. 4.)
‚Habitat ad Amazonum flumen'
– *Nematopus ruficrus* (Perty, 1830)
Typus: verschollen (oder nicht ausgezeichnet)
4 Individuen vorhanden, von denen zwei den gleichen alten Nadeltyp zeigen, ein Individuum trägt ein Sammlungsetikett von HIENDLMAYR, ein anderes eines von ROTH.

Pyrrhocoridae

20. *Lygaeus xanthomelas* Perty, 1833
(S. 172, Tab. XXXIV, f. 6.)
‚Habitat ad ripas fluvii Rio negro dicti, in Provincia ejusdem nominis'
– *Euryophthalmus xanthomelas* (Perty, 1833)
Typus: 1 Individuum ausgezeichnet
Etikettierung: 1. 4. Brasilia Largus. (von ROTH)
Etikettierung: 2. Type von ? *Lygaeus xanthomelas* Perty
Etikettierung: 3. alte Sammlung
Die Ausdehnung des pronotalen Makels dieses Tieres stimmt mit der Abbildung bei PERTY nicht ganz überein.

21. *Lygaeus ruficeps* Perty, 1833
(S. 172, Tab. XXXIV, f. 7.)
‚Habitat in Brasilia aequatoriali'
– *Dysdercus ruficeps* (Perty, 1833)
Typus: verschollen

22. *Lygaeus scapha* Perty, 1833
(S. 172, Tab. XXXIV, f. 8.)
‚Habitat in montibus Provinciae Minarum'
– *Stenomacra scapha* (Perty, 1833)
Typus: 1 Individuum ausgezeichnet
Etikettierung: 1. 1. Brasilia Largus (von ROTH)
Etikettierung: 2. Type von ? *Lygaeus scapha* PERTY
Etikettierung: 3. alte Sammlung

Im Gegensatz zur Abbildung von Perty sind die Flügel nicht nach links, sondern nach rechts verschoben und der Hinterleib ist länger ausgezogen, was aber auf die Präparation nach Fertigstellen der Abbildung zurückgeführt werden kann.

23. *Lygaeus mutilus* Perty, 1833
(S. 173, Tab. XXXIV, f. 9.)
‚Habitat in montibus Provinciae Minarum'
– *Euryophthalmus humilis* (Drury, 1782)
Typus der Synonym-Art: verschollen

Reduviidae

24. *Reduvius brachiatus* Perty, 1833
(S. 173, Tab. XXXIV, f. 10.)
‚Habitat in montibus Provinciae minarum'
– *Tydides rufus* (Serville, 1831)
Typus der Synonym-Art: verschollen (oder nicht ausgezeichnet)
Zwei umpräparierte Individuen dieser Art sind vorhanden, von denen eines ein Sammlungsetikett von Perty trägt (Brasil. *Peirates brachiatus* Pty.), das andere ein Sammlungsetikett von Hiendlmayr und ein Bestimmungsetikett unbekannter Herkunft (*Tydides rufus* Serv. varietas).

25. *Reduvius vesiculosus* Perty, 1833
(S. 173, Tab. XXXIV, f. 11.)
‚Habitat in Brasilia aequatoriali'
– *Notocyrtus vesiculosus* (Perty, 1834)
Typus: verschollen

26. *Reduvius inflatus* Perty, 1833
(S. 174, Tab. XXXIV, f. 12.)
‚Habitat in Brasilia aequatoriali'
– *Notocyrtus inflatus* (Perty, 1834)
Typus: verschollen

27. *Reduvius coccineus* Perty, 1833
(S. 174, Tab. XXXIV, f. 13.)
‚Habitat ad flumen Rio negro dictum, Prov. ejusdem nominis'
– *Reduvius coccineus* (Perty, 1834)
Reduviidae, subfam. Apiomerinae incertae sedis
Ein Individuum ist in der Zoologischen Staatssammlung vorhanden, das ein von Roth beschriftetes Sammlungsetikett trägt (4. Brasilia *Zelus coccineus* H. Sch. var.), das jedoch zu einer ganz anderen Reduviidengruppe gehört.

28. *Reduvius leucogrammus* Perty, 1833
(S. 174, Tab. XXXIV, f. 14.)
‚Habitat ad Amazonum flumen'
– *Zelus leucogrammus* (Perty, 1834)
Typus: verschollen

29. *Reduvius iopterus* Perty, 1833
(S. 175, Tab. XXXIV. f. 15.)
‚Habitat ad flumen Rio negro dictum, Provinciae ejusdem nominis'
– *Zelus iopterus* (Perty, 1834)
Typus: verschollen

30. *Platycoris varia* Perty, 1833
(S. 175, Tab. XXXIV, f. 16.)
‚Habitat in Profincia Piauhiensi'
– *Homalocoris varius* (Perty, 1833)
Typus: verschollen

Von den 30 von Perty (1833) erstmals beschriebenen Wanzenarten sind die Namen von 21 Arten heute noch gültig, 8 Artnamen wurden in die Synonymie verwiesen und eine Art ist bis heute nicht klassifiziert. Von den vier von Perty neu eingeführten Gattungsnamen sind zwei, die Namen *Scaptocoris* und *Diactor,* heute noch gültig.

Neben den erwähnten Wanzenarten enthielt das Material aus Brasilien, das Spix und Martius mitbrachten, zwei weitere Arten, die Perty bestimmte und in seinem Werk (1830–1833) ebenfalls aufgeführt hat.

Scutellaera ochrocyanea St. Farg. et A. Serv.
– *Discocera ochrocyanea* (Lepelletier et Serville, 1823)

Dieses zu den Pentatomidae gehörende Individuum ist in der Zoologischen Staatssammlung (ZSM) unter der Bezeichnung ‚Type Perty' vorhanden. Hiendlmayr's Etikett trägt allerdings die Bezeichnung: Brasilia *D. ochrocyanea* St. F.

Alydus vespiformis Fabr.
– *Hyalimenus vespiformis* (Fabricius, 1803)

Von dieser einzigen zu den Alydidae gehörenden Art aus der Brasilienausbeute ist kein Individuum erhalten.

Beide Arten werden fälschlicherweise häufig in systematischen Werken als Synonyme zu den vermerkten Arten aufgeführt:

Scutellera ochrocyanea Perty, *Alydus vespiformis* Perty.

Homoptera – Auchenorrhynchi

Spix und Martius haben von ihrer Brasilien-Expedition auch eine Reihe von auffälligen Zikaden mitgebracht, die Perty (1833) bearbeitete. Insgesamt erwähnt Perty 16 Arten, von denen vier bereits bekannt waren. Die sehr auffälligen Formen gerade dieser Insektengruppe haben wahrscheinlich dazu geführt, daß sie in die Schausammlung überführt wurden. Gerade diese Schausammlung hat sicher zum Verlust des gesamten Zikaden-Materials geführt. So sind heute in der Zoologischen Staatssammlung München (ZSM) keine Vertreter dieser Gruppe aus der Ausbeute von Spix und Martius erhalten oder auffindbar. Der Großteil der von Perty bearbeiteten Zikaden gehört zur Familie der Membracidae, deren neotropische Vertreter durch ganz besondere Formen vor allem des Pronotums ausgezeichnet sind, deren Bedeutung bis heute nicht eindeutig geklärt werden konnte. Möglich ist, daß es sich ausschließlich um morphologische Artabgrenzungscharakteristika handelt. Im Verlauf dieser Bearbeitung der von Perty beschriebenen und in seinem Werk aufgeführten Zikadenarten, war es nicht möglich, eine Revision oder gar nur eine Überprüfung der Gültigkeit der von Perty bestimmten Namen durchzuführen. So sollen im folgenden nur die Perty vorliegenden Arten aufgelistet werden, mit den Fundortangaben von Perty, die dieser den Aufzeichnungen und Anmerkungen von Spix und Martius entnommen hat. Eine Festlegung von Neotypen, die nur im Verlauf einer Revision erfolgen kann, und die vor allem die Familien Cicadidae, Flatidae, Cercopidae und Membracidae betreffen müßte, ist in Zukunft von den Bearbeitern zu fordern. In der Zoologischen Staatssammlung München sind zwei von Perty

(1833) erwähnte Zikadenarten mit einem Sammlungsetikett bezettelt, das von ROTH beschriftet wurde (BURMEISTER, 1983). Ebenso trägt die von PERTY erwähnte Art *Membracis inflata* Fabr. ein altes Etikett unbekannter Herkunft. Möglicherweise handelt es sich hier um Individuen, die Perty vorgelegen haben.

Angaben zur systematischen Stellung, zur Gültigkeit der Namen und zur Synonymie der von PERTY (1833) beschriebenen Homoptera sind dem General Catalogue of the Homoptera von FUNKHOUSER, HORVATH, HUSSEY & SHERMAN, USINGER, METCALF, WADE (1927–1971) zu entnehmen, der 46 Teile bzw. Familien und Familiengruppen umfaßt.

PERTY (1833):

Hemiptera, Familia: Cicadariae

Cicada polychroa Perty, 1833
‚Habitat in Brasilia aequatoriali'
Flata haemoptera Perty, 1833
‚Habitat ad Amazonum flumen'
Lystra flavo-punctata Perty, 1833
‚Habitat in montibus Provinciae Minarum'
Lystra lugubris Perty, 1833
‚Habitat in Provincia Piauhiensi'
Membracis clavata Perty, 1833
‚Habitat in Provincia Bahiensi'
Membracis cucullata Perty, 1833
‚Habitat in Brasilia aequatoriali'
Membracis melanogramma Perty, 1833
‚Habitat in Provincia Piauhiensi'
Darnis elegantula Perty, 1833
‚Habitat in Brasilia aequatoriali'
Darnis aenea Perty, 1833
‚Habitat in Provincia Piauhiensi'
Darnis melanostigma Perty, 1833
‚Habitat ad flumen Rio negro dictum, in Provincia ejusdem nominis'
Bocydium ancora Perty, 1833
‚Habitat in montibus Provincia Minarum'
Tettigonia concinna Perty, 1833
‚Habitat ad Amazonum flumen'

Neben diesen beschriebenen Arten führt PERTY aus der Ausbeute von Spix und Martius noch auf:
Cicada tympanum Fabr.
Poeciloptera nodipennis Germ.

Membracis inflata Fabr.
Centrotus cruciatus Fabr.

Literatur

BLANCHARD, E. 1837: Monographie du genre Phoraspis. – Ann. Soc. ent. France, (1) **VI.**

BURMEISTER, E. G. 1983: Die Geschichte der von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in Brasilien gesammelten Arthropoden und deren Bearbeitung durch M. Perty. – Spixiana, Suppl. **9**, 261–264

BURMEISTER, H. 1838: Handbuch der Entomologie, **II** (2), Berlin

CALVERT, P. P. 1892–1908: Biologia Centrali – Americana, Insecta Neuroptera, Odonata. – Taylor and Francis, London

FISCHER, F. C. J. 1960–1973: Trichopterorum Catalogus Vol. **I–IX** and Index. – Amsterdam
— — 1963: Trichopterorum Catalogus Vol. **IV.** Hydropsychidae, Arctopsychidae. – Amsterdam
FUNKHOUSER, W. D., HORVATH, G., HUSSEY, R. F. and E. SHERMAN, USINGER, R. L., METCALF, Z. P., WADE, V. 1927–1971: General Catalogue of the Homoptera, fasc. **I.–VIII.** – Agricultural Research Service, United States Department of Agriculture, Washington
HAGEN, H. A. 1861: Synopsis of the Neuroptera of North America. With a list of the South American species. – Washington
HUBBELL, T. 1960: siehe in PRINCIS 1963
HUSSEY, R. F. 1929: General Catalogue of the Hemiptera, Fasc. **III,** Pyrrhocoridae. – Northampton
KIRKALDY, G. W. 1909: Catalogue of the Hemiptera (Heteroptera). Vol. **I.** – Berlin
LETHIERRY, L. et SEVERIN, G. 1893–1894: Catalogue général des Hémipteres, Tome **I, II.** – Bruxelles
MARTIUS, C. F. Ph. 1828: Reise in Brasilien auf Befehl Sr. Majestät Maximilian Joseph I. König von Baiern in den Jahren 1817–1820 gemacht und beschrieben. Zweiter Theil. – Lindauer, München
— — 1831: Reise in Brasilien auf Befehl Sr. Majestät Maximilian Joseph I. König von Baiern in den Jahren 1817–1820 gemacht und beschrieben. Dritter Theil. – Lindauer, München
PERTY, J. A. M. 1830–1834: Delectus animalium articulatorum, quae in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis Augustissimi peracto collegerunt Dr. J. B. de Spix et Dr. C. F. Ph. de Martius. Fol. fasc. **1.** 1830, fasc. **2.** 1832, fasc. **3.** – München
PRINCIS, K. 1962–1971: Blattariae, in: Beier M.: Orthopterorum Catalogus, Pars **3, 4, 6–8, 11, 13, 14.** – Junk, s'Gravenhage
— — 1963: Kleine Beiträge zur Kenntnis der Blattarien und ihrer Verbreitung. VII. – Opusc. Entomol. **28,** 147–155
RIS, F. 1916: Libellen (Odonata) aus der Region der amerikanischen Kordilleren von Costarica bis Catamarca. – Archiv f. Naturgesch. **A. 82,** 1–197
SNYDER, Th. E. 1949: Catalog of the termites (Isoptera) of the world, in: Smithsonian Miscellaneous Collections, Vol. **112.** – Smithsonian Institution, No. 3953, Washington
SPIX, J. B. u. MARTIUS, C. F. Ph. 1823: Reise in Brasilien auf Befehl Sr. Majestät Maximilian Joseph I. König von Baiern in den Jahren 1817–1820 gemacht und beschrieben. Erster Theil. – Lindauer, München
WALKER, F. 1868: Catalogue of the specimens of Blattariae in the collection of the British Museum. – London
— — 1852: Catalogue of the specimens of Neuropterous Insects in the collection of the British Museum, Part I. Phryganides – Perlides, Part **III.** Termitidae – Ephemeridae. – London
WYGODZINSKY, P. 1949: Elenco Sistematico de los Reduviiformes Americanos. – Tucuman
ZIMSEN, E. 1964: The Type Material of I. C. Fabricius. – Munksgaard, Copenhagen

Anschrift des Autors:
Dr. Ernst-Gerhard Burmeister, Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1 b, D-8000 München 19

MICRURUS Spixii.

Le Micrurus de Spix.

Tab. XVIII.

SPIXIANA	Supplement 9	283–290	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Die in der Zoologischen Staatssammlung München vorhandenen, von M. Perty beschriebenen Typen der Ordnungen Mantodea und Saltatoria, Ensifera.

Von **Martin Baehr**

Zoologische Staatssammlung München

Abstract

Regarding the types of the Zoological State Collection of Munich described by M. Perty (Orders Mantodea and Saltatoria, Ensifera).

The species of the Insect orders Mantodea and Saltatoria, Ensifera collected by J. B. v. Spix and C. F. Ph. v. Martius in Brazil in the years 1817–1820 and described by M. Perty in 1832 are listed. Synonymics are given and the supposed type material is treated, so far it is at hand in the Zoological State Collection of Munich (ZSM). As no types are designated by Perty himself, in some species lectotypes and paralectotypes are designated and condition and labelling of these specimens is described.

Die von Maximilian Perty (1830–1834) beschriebenen Insekten aus der Ausbeute der Brasilien-Expedition von J. B. von Spix und C. F. Ph. von Martius enthalten auch eine Reihe von Arten der Ordnungen Mantodea und Saltatoria. Das Perty'sche Typenmaterial der Feldheuschrecken (Caelifera) wurde von Descamps (1983) revidiert, im vorliegenden Bericht werden die noch verbleibenden Arten der Mantodea und Ensifera bearbeitet und der Zustand der noch in der Zoologischen Staatssammlung München vorhandenen Perty'schen Typen wird beschrieben.

Nicht von allen von Perty beschriebenen Arten sind zur Zeit Typen in der Zoologischen Staatssammlung vorhanden oder auffindbar. Die Gründe dafür, z. B. die Überführung in eine gesonderte Schausammlung und der völlige Verlust dieser Sammlung im Krieg, wurden von Burmeister (1983 a) dargestellt. Leider fehlen unter dem vorliegenden Material Exemplare mit Etiketten in Perty's Handschrift. Soweit die Stücke überhaupt mit Etiketten versehen sind, stammen diese vor allem von Roth aus der Zeit nach 1843 (Horn & Kahle 1935–1937, Burmeister 1983 a). Diese meist grün gerandeten Etiketten wurden von Princis (1963) als Originaletiketten angesehen, die die betreffenden Exemplare als zum Originalmaterial Perty's gehörig ausweisen. Ein großer Teil des Materials ist ganz ohne Bezettelung. Möglicherweise handelt es sich um Stücke aus Serien, die, wie früher üblich, nicht eigens beschriftet wurden. Fast alle Exemplare wurden jedoch von Hubbell, vermutlich 1960, determiniert und, wie der Handschriftenvergleich mit den Hubbell'schen Etiketten für Holotypen bzw. Lectotypen beweist, auch von ihm mit Cotypus-Zetteln versehen. Ob es sich bei diesen letzteren Exemplaren ohne Sammlungsetikett um Material handelt, das Perty vorgelegen hat, ist daher nicht beweisbar, wenn auch Nadeltyp und Präparation der Tiere darauf hinweisen. Typuszettel aus früherer Zeit fehlen bei den vorliegenden Tieren.

Von allen von Perty (1832) ausführlich beschriebenen Arten sind Abbildungen vorhanden, die jedoch nur selten eine Artbestimmung möglich machen. Es ist anzunehmen, daß die Abbildungen nach präparierten Tieren gefertigt wurden. Da z. T. keine Exemplare in der abgebildeten Präparationsweise vorhanden sind, muß gefolgert werden, daß von einer Reihe von Arten die Abbildungsvorlagen, die vermutlich zugleich die Tiere darstellen, nach denen Perty seine Arten beschrieb, verschollen sind

bzw. umpräpariert wurden. Die Gründe, welche HUBBELL zur Festlegung der Typen veranlaßten, sind daher in mehreren Fällen unklar.

Weder die von HUBBELL designierten Holotypen und Lectotypen, noch die sonst unbezettelten Cotypen wurden, soweit bekannt, publiziert und sind damit hinfällig. Soweit möglich, werden daher in der vorliegenden Bearbeitung Lectotypen bestimmt, in einigen Fällen bleibt dies aber einem revidierenden Bearbeiter überlassen.

Mantodea

Zwei Fangschrecken-Arten wurden von PERTY (1832) aus dem Spix'schen Material beschrieben. Von beiden Arten ist noch Material vorhanden, das vermutlich Perty vorgelegen hat, wie die sehr alte Etikettierung zeigt. In einem Fall hat HUBBELL 1960 einen Holotypus bestimmt, ohne daß jedoch alte Typenzettel vorhanden wären. Beide Arten wurden von PERTY abgebildet, aber lediglich eine Art ist ohne Schwierigkeiten identifizierbar. Die Synonymien werden nach GIGLIO-TOS (1927) angegeben.

Mantis concinna Perty, 1832 — Mantidae, Acontistinae

(S. 117, Tab. XXIII. f. 5.)

nom. valid.: *Acontista concinna* (Perty, 1832)
locus typicus: „Habitat ad flumen Rio negro dictum."

Synonymie:
Mantis tricolor Burmeister, 1838
Acontista bimaculata Saussure, 1870

Lectotypus:
♀, beide Antennen fehlen bis auf kurze Reste, die Tarsen der Hinterbeine fehlen ebenfalls. Das Exemplar ist linksseitig durch den Prothorax genadelt.

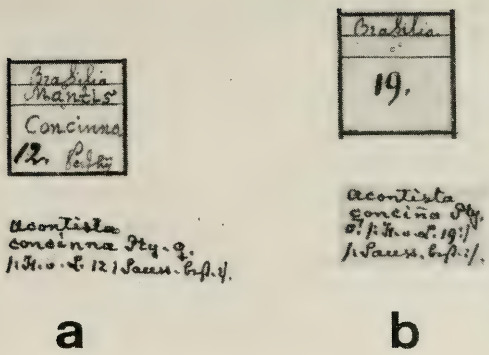
Etikettierung:
1.: *Acontista conciña* ♀. /:Sauss. best. Nr. 26:/. Pty
2.: 12. Brasilia. *Mantis concinna* Prty
3.: Holotype *Mantis concinna* Perty T. H. Hubbell 1960
Etikett 1: Beschriftung KRIECHBAUMER, Etikett 2: Beschriftung ROTH.

Paralectotypen:
2♂♂, 1♀, in der Sammlung. Alle 3 Exemplare mit geringen Schädigungen, vor allem Verlust des größten Teiles der Antennen. Lediglich 1♂ besitzt die linke Antenne fast vollständig.

Etikettierung Paralectotypus 1 (Abb. 1a):
1.: Brasilia 19.
2.: *Acontista conciña* Pty. ♂. /:It. u. L. 19:/ :Sauss. best.:/.
3.: *Acontista concinna* (Perty) ♂ det. Beier
Etikett 1: Beschriftung unbekannter Hand, vermutlich aus der Zeit Perty's (BURMEISTER 1983 a), Etikett 2: Beschriftung KRIECHBAUMER.

Etikettierung Paralectotypus 2:
1.: *Acontista conciña* Pty. ♂. /:Sauss. best. N⁰ 55:/.
2.: 21. Brasilia. Mantis
3.: *Acontista concinna* Perty ♂ det. Beier
Etikett 1: Beschriftung KRIECHBAUMER, Etikett 2: Beschriftung ROTH.

Etikettierung Paralectotypus 3 (Abb. 1b):
1.: Brasilia *Mantis concinna* 12. Perty
2.: *Acontista concinna* Pty. ♀. /:It. u. L. 12/Sauss. best.:/.



a b

3.: *Acontista concinna* ♀ Perty det. Beier
Etikett 1: Beschriftung unbekannter Hand, s. Paralectotypus 1, Etikett 2: Beschriftung KRIECHBAUMER. (Abb. 1)

3.: *Acontista concinna* ♀ Perty det. Beier
Etikett 1: Beschriftung unbekannter Hand, s. Paralectotypus 1, Etikett 2: Beschriftung KRIECHBAUMER. (Abb. 1)

Da Perty selbst keine Typen designiert hat und der von HUBBELL designierte Holotypus überdies niemals publiziert worden ist, muß er, wie bereits oben angemerkt, als hinfällig angesehen werden. Außerdem besteht keine Klarheit darüber, was HUBBELL zu seiner Maßnahme veranlaßt hat. Denn das von ihm designierte Typusexemplar trägt lediglich ein ROTH'sches Etikett, jedoch keine Auszeichnung als Type aus dieser Zeit. Außerdem sind in der Sammlung noch drei andere Exemplare vorhanden, die ebenfalls von ROTH bzw. noch früher bezettelt wurden. Diese sind z. T. auch in gleicher Weise präpariert (Nadeln gleicher Stärke, linksseitig durch den Prothorax). Möglicherweise lagen diese hier als Paralectotypen designierten Exemplare Hubbell seinerzeit nicht vor. Aus diesen Gründen wird das von HUBBELL als Holotypus designierte Exemplar hier als Lectotypus geführt. Die Annahme, daß auch die Paralectotypen zum Material gehören, das Perty vorgelegen hat, wird noch wahrscheinlicher, wenn die Deutung der Abkürzungen auf den KRIECHBAUMER'schen Etiketten: „It. u. L. 12" (bzw. 19) „Itinerar und Liste 12" (bzw. 19) richtig ist. Diese Abkürzungen beziehen sich offensichtlich auf die Ziffer auf den schwarzumrandeten alten Zetteln unbekannter Handschrift aus der Zeit Perty's an zwei Paralectotypen und könnten auf eine Auflistung des Spix'schen Materials aus der Zeit Perty's hinweisen. Zu klären ist dieser Sachverhalt jedoch nicht, da etwaige in Frage kommenden Aufzeichnungen nicht vorhanden bzw. im Krieg verbrannt sind.

Mantis hyaloptera Perty, 1832 Mantidae, Vatinae

(S. 117, Tab. XXIII. f. 6.)

nom. valid.: *Stagmatoptera hyaloptera* (Perty, 1832)
locus typicus: „Habitat ad flumen Amazonum."
Synonymie: *Mantis luna* Serville, 1839

Von dieser Art steckt ein Tier in der Sammlung, das möglicherweise zum Perty'schen Material gehört. Darauf weisen das Etikett von ROTH und die Präparation wie die übrigen mutmaßlichen PERTY-Typen hin: die gleichen dicken Nadeln, die linksseitig sehr weit durchgesteckt sind, so daß nur $^1/_7$ bis $^1/_8$ der Nadellänge oberhalb des Tieres verbleiben. Aus diesen Gründen wird das betreffende Exemplar zum Lectotypus der Art erklärt.

Lectotypus:
♂, Antennen fehlen, rechte Vordertibia samt Tarsus fehlt, linker Vordertarsus fehlt, Tegmina distal beschädigt. Das Exemplar ist links durch den Metathorax genadelt.

Etikettierung:
1.: *Stagmatoptera hyaloptera* Pty./: Sauss. best. n⁰ 33:/.
2.: 15. Brasilia. *Mantis hyaloptera.* Prty
3.: *Stagmatoptera hyaloptera* Perty ♂ det. Beier
Etikett 1: Beschriftung Kriechbaumer, Etikett 2: Beschriftung Roth.

Die Art ist ohne weiteres nach der Perty'schen Abbildung zu identifizieren. Ob von dieser auffälligen Art Perty noch mehr Exemplare vorlagen, ist nicht zu entscheiden.

Saltatoria, Ensifera

6 Laubheuschreckenarten wurden von Perty (1832) aus dem Brasilienmaterial ausführlich beschrieben, von 5 Arten sowie einer von Perty (S. 121) nur ganz kurz angeführten Art ist noch Material in der Zoologischen Staatssammlung München vorhanden.

Gryllotalpa oxydactyla Perty, 1832 — Cryllotalpidae

(S. 118, Tab. XXIII. f. 7.)

nom. valid.: *Scapteriscus oxydactylus* (Perty, 1832)
locus typicus: „Habitat in mediterraneis Prov. Minarum."

Die beiden Individuen dieser Art wurden von Hubbell (1960) als *Gryllotalpa oxydactyla* Perty bestimmt, als Cotypen etikettiert und ein Exemplar wurde als Lectotypus ausgezeichnet. Diese Maßnahme wird hier bestätigt, da Bezettelung und Nadeltyp dafür sprechen, daß es sich um Perty-Material handelt.

Lectotypus:
vermutlich ♂, rechte Antenne fehlt, Tarsus des rechten Mittelbeines und Klauen am rechten Hinterbein fehlen, Genitalsegment verklebt.

Etikettierung:
1.: 2. Brasilia. *Gryllotalpa oxydactyla.* Prty.
2.: Cotypus *Gryllotalpa oxydactyla* Perty Zool. Staatssammlung München
3.: Lectotypus *Gryllotalpa Oxydactyla* Perty Hubbell
Etikett 1: Beschriftung Roth, Etikett 2: Beschriftung Hubbell.

Das zweite Exemplar ist ein juveniles Tier, das mit einer Nadel gleichen Typs links durch den Prothorax genadelt ist, aber lediglich ein Cotypus-Schild von Hubbell (s. o.) trägt.

Gryllotalpa tetradactyla Perty, 1832 — Gryllotalpidae

(S. 118, Tab. XXIII. f. 8.)

nom. valid.: *Scapteriscus tetradactylus* (Perty, 1832)
Locus typicus: „Habitat in mediterraneis Prov. Minarum."
Synonymie: *Scapteriscus camerani* Giglio-Tos, 1894

Die Art wird von Burmeister (1838) und dann von Kirby (1906) als Synonym von *Scapteriscus (Gryllotalpa) didactylus* Latreille geführt. Chopard (1968) bestätigt jedoch den Artstatus und sieht demgegenüber *S. camerani* als Synonym von Perty's Art an. Nach der Perty'schen Abbildung dürfte die Art kaum zu identifizieren sein.

Typus: Verschollen, mögliche Syntypen fehlen gleichfalls in der Zoologischen Staatssammlung München.

Gryllotalpa hexadactyla Perty, 1832

(S. 119, Tab. XXIII. f. 9.)

nom. valid.: *Neocurtilla hexadactyla* (Perty, 1832)
locus typicus: „Habitat in montibus Prov. Minarum."

Synonymie:
Gryllotalpa borealis Burmeister, 1838
Gryllotalpa brevipennis Serville, 1839
Gryllotalpa longipennis Scudder, 1863
Gryllotalpa intermedia Saussure, 1874
Gryllotalpa columbiana Blatchley, 1891

5 Exemplare dieser Art befinden sich in der Zoologischen Staatssammlung München. Sie wurden alle von Hubbell 1960 bestimmt und als Cotypen bezettelt. Da nur 1 Tier überhaupt ein Sammlungsetikett trägt (mit der Handschrift von Roth), wurde dieses von Hubbell als Lectotypus ausgezeichnet. Gleicher Nadeltyp und teilweise linksseitige Nadelung weisen aber darauf hin, daß es sich bei allen Tieren wahrscheinlich um Stücke handelt, die Perty vorgelegen haben. Das Geschlecht ist in zwei Fällen nicht bestimmbar, da das letzte Abdominalsegment fehlt, die anderen 3 Stücke sind vermutlich alles ♂♂. Alle Exemplare tragen ein Cotypus-Etikett von Hubbell (Cotypus *Gryllotalpa hexadactyla* Perty Zool. Staatssammlung München). Der von Hubbell ausgezeichnete Lectotypus wird als solcher anerkannt, die übrigen 4 Stücke werden aus den oben genannten Gründen als Paralectotypen designiert.

Lectotypus:
Geschlecht nicht bestimmbar, da das letzte Abdominalsegment samt Anhängen fehlt. Die Tarsenglieder des linken Mittelbeines fehlen teilweise, die des linken Hinterbeines vollständig.

Etikettierung:
1.: 4. Brasilia. *Gryllotalpa hexadactyla.* Prty.
2.: Cotypus *Gryllotalpa hexadactyla* Perty Zool. Staatssammlung München
3.: Lectotypus *Gryllotalpa hexadactyla* Perty Hubbell

Cerberodon viridis Perty, 1832 Listrocelidae

(S. 119, Tab. XXIII. f. 10.)

nom. valid.: *Cerberodon viridis* Perty, 1832
locus typicus: „Habitat in Brasilia aequatoriale."

Das einzige Exemplar der Zoologischen Staatssammlung München wurde von Hubbell als Holotypus ausgezeichnet, obwohl kein älterer oder gar von Perty stammender Typenzettel existiert. Die Art ist nach der Perty'schen Abbildung gut zu identifizieren. Ob Perty jedoch noch weitere Exemplare vorgelegen haben, ist nicht zu entscheiden, da die Möglichkeit besteht, daß Stücke einer derart auffälligen Art in die Schausammlung überführt wurden und im Krieg verbrannt sind. Das betreffende Exemplar kann lediglich als Lectotypus gelten und wird als solcher designiert.

Lectotypus:
♂, Tarsen des linken Mittelbeines fehlen gänzlich, die des rechten Mittelbeines und des linken Hinterbeines zum Teil.

Etikettierung:
1.: 1. Brasilia. *Listrochelis (Cerberodon) viridis.* Prty
2.: Holotype *Cerberodon viridis* Perty T. H. Hubbell 1960
Etikett 1: Beschriftung Roth.

Zwei Arten der Gattung *Scaphura* wurden von Perty ausführlich beschrieben und eine weitere wird sehr kurz erwähnt. Da von dieser Gattung neuere Bearbeitungen fehlen, muß für nomenklatorische Fragen auf den Katalog von Kirby (1906) zurückgegriffen werden, in dem mehrere Perty'sche Arten und auch eine Reihe von Arten anderer älterer Autoren lediglich als Variationen einer Art, *Scaphura*

nigra Thunberg, 1824 aufgeführt werden. Inwiefern dieses Vorgehen berechtigt ist, kann nur eine zukünftige Revision der Gattung *Scaphura* klären. Vorerst werden die betreffenden PERTY'schen Arten daher als Synonyme von *S. nigra* aufgeführt.

Scaphura ferruginea Perty, 1832 Phaneropteridae

(S. 120, Tab. XXIII. f. 11.)

nom. valid. (nach KIRBY 1906): *Scaphura nigra* Thunberg, 1824, var. *ferruginea* Perty, 1832.
locus typicus: ,,Habitat prope Sebastianopolin."

Synonymie:
KIRBY (1906) führt die PERTY'sche Art als Variation von *Scaphura nigra* Thunberg auf, ebenso wie *S. intermedia,* eine Art, die PERTY lediglich im Appendix zu seiner Beschreibung von *S. nitida* (s. u.) kurz berücksichtigt, und wie die nächstverwandte Art *S. vigorsii* Kirby, 1825. Demgegenüber behandelten BURMEISTER (1838) und BLANCHARD (1840) *S. ferruginea* und *S. vigorsii* als valide Arten. Nach BRUNNER VON WATTENWYL (1878) dagegen sind die genannten Arten *S. nigra* Thunberg und *S. ferruginea* Perty Synonyme von *S. vigorsii* Kirby. Die endgültige Klärung der Artberechtigung dieser und anderer *Scaphura*-Arten bleibt daher einem zukünftigen Revisor überlassen.

In der Zoologischen Staatssammlung München sind von dieser Art 6 Exemplare vorhanden, die alle 1960 von HUBBELL als *Locusta ferruginea* Perty bestimmt und mit Cotypus-Zetteln versehen worden sind. Lediglich zwei von ihnen tragen ein Sammlungsetikett mit der Handschrift von ROTH. Nadeltyp und z. T. linksseitige Nadelung weisen darauf hin, daß es sich bei allen um Tiere handeln könnte, die Perty vorgelegen haben. Eines der etikettierten Exemplare hat HUBBELL als Lectotypus ausgezeichnet, diese Maßnahme wird hier bestätigt. Bei dieser Art kann man mit einiger Sicherheit vermuten, daß der Holotypus verloren ist, da die PERTY'sche Abbildung offensichtlich ein ♂ zeigt, während alle noch vorhandenen Tiere ♀♀ sind. Nach Nadeltyp und Präparation gehören die Stücke vermutlich alle einer Serie an, lediglich bei einem Exemplar sind die Flügel gespannt. Eigenartigerweise ist einer der Sammlungszettel schwarz umrandet, eine Farbe, die im allgemeinen zur Kennzeichnung von Tieren aus der Paläarktis benutzt wurde, und trägt eine nicht von Perty benutzte Gattungsbezeichnung (7. Brasilia. *Locusta ferruginea.* Prty). Dies könnte ein Hinweis darauf sein, daß das Stück später etikettiert oder umetikettiert worden ist.

Lectotypus:
♀, rechte Antenne fehlt, rechtes Vorderbein fehlt, Tarsus des rechten Mittelbeines fehlt.

Etikettierung:
1.: 1. Brasilia. *Scaphura ferruginea.* Prty.
2.: Cotypus *Locusta ferruginea* Perty Zool. Staatssammlung München
3.: Lectotypus *Locusta ferruginea* Perty Hubbell
Etikett 1: Beschriftung ROTH, Etikett 2: Beschriftung HUBBELL.

Aus den oben genannten Gründen werden die übrigen 5 Stücke zu Paralectotypen bestimmt.

Scaphura nitida Perty, 1832 Phaneropteridae

(S. 121, Tab. XXIII. f. 12.)

nom. valid.: *Scaphura nitida* Perty, 1832
locus typicus: ,,Habitat in montis Prov. Minarum."

Nach BURMEISTER (1838) ist *S. nitida* ,,vielleicht nur eine Abänderung" von *Scaphura vigorsii* Kirby, BLANCHARD (1840) führt *S. nitida* sogar lediglich als Synonym der letzteren Art. BRUNNER VON WATTENWYL (1878) und KIRBY (1906) behandeln *S. nitida* dagegen als valide Art und sie unterscheidet sich tatsächlich deutlich von *S. vigorsii.* Es ist daher anzunehmen, daß es sich um eine valide Art handelt. In der Zoologischen Staatssammlung München ist ein einziges Stück vorhanden, das von HUBBELL 1960 als Holotypus designiert wurde. Auch in diesem Fall ist keine Typendesignation durch Perty

nachzuweisen, noch ist es möglich, das Exemplar nach der Perty'schen Abbildung zu identifizieren. Da außerdem die Typendesignation durch Hubbell nicht veröffentlicht wurde, ist diese Maßnahme hinfällig, das Exemplar wird hiermit lediglich als Lectotypus bestimmt. Grundlage dafür ist die Präparationsmethode und die alte Etikettierung.

Lectotypus:
♀, Antennen fehlen.

Etikettierung:
1.: 3. Brasilia *Scaphura nitida.* Prty
2.: Holotype *Locusta nitida* Perty T. H. Hubbell 1960
Etikett 1: Beschriftung Roth.

Scaphura intermedia Perty, 1832 Phaneropteridae

(S. 121)

nom. valid. (nach Kirby 1906): *Scaphura nigra* Thunberg, 1824 var. *intermedia* Perty, 1832.
locus typicus: nicht angegeben.

Diese Art wurde von Perty lediglich im Anhang an die Beschreibung von *Scaphura nitida* erwähnt, jedoch nicht ausführlich beschrieben, da er offensichtlich Zweifel an der Artberechtigung hatte. Perty stellte lediglich eine Mittelstellung der Art zwischen *S. vigorsii* und *S. ferruginea* fest. Die Angabe eines locus typicus fehlt. Kirby (1906) führt *S. intermedia* als Variatio von *S. nigra* Thunberg. Tatsächlich sind deutliche Unterschiede zwischen den in der Zoologischen Staatssammlung München vorhandenen Exemplaren von *S. intermedia* und *S. ferruginea* festzustellen, zumindest in der Körperfarbe und Zeichnung. Die endgültige Beurteilung dieser Art ist Sache eines revidierenden Bearbeiters.

In der Zoologischen Staatssammlung München finden sich 3 Exemplare von *Scaphura intermedia,* die von Hubbell als *Locusta intermedia* bestimmt und mit Cotypusetiketten versehen wurden. Nur 1 Stück trägt ein altes Sammlungsetikett und wurde von Hubbell als Lectotypus ausgezeichnet. Dieser wird hiermit bestätigt.

Lectotypus:
♂, linkes Vorderbein fehlt, Tibia und Tarsus des rechten Vorderbeines fehlen, die Tarsen des linken Mittel- und Hinterbeines fehlen, rechtes Mittelbein und rechtes Hinterbein fehlen gänzlich.

Etikettierung:
1.: 4. Brasilia. *Scaphura intermedia.* Prty.
2.: Cotypus *Locusta intermedia* Perty Zool. Staatssammlung München
3.: Lectotypus *Locusta intermedia* Perty Hubbell
Etikett 1: Beschriftung Roth, Etikett 2: Beschriftung Hubbell.

Nach Nadeltyp und Präparation (Nadel linksseitig im Prothorax) könnte es sich auch bei den beiden übrigen Tieren (beides ♀♀) um Exemplare handeln, die Perty vorgelegen haben. Sie werden daher als Paralectotypen designiert. Beide Stücke sind geringfügig beschädigt: die linke bzw. rechte Antenne fehlt, dem einen Exemplar fehlen das linke Vorder- und Hinterbein sowie das rechte Mittelbein, dem zweiten Tier fehlen ebenfalls das linke Vorder- und Hinterbein.

Literatur

BLANCHARD, E. 1840: Histoire naturelle des Insectes, tome troisième. – Paris.

BRUNNER VON WATTENWYL, C. 1878: Monographie der Phaneropteriden. – Wien, Zool.-Bot. Ges.

BURMEISTER, E. G. 1983 a: Die Geschichte der von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in Brasilien gesammelten Arthropoden und deren Bearbeitung durch M. Perty. – Spixiana, Suppl. **9**: 261–264

— — 1983 b: Vorläufige Erfassung einiger von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in Brasilien gesammelter Insektengruppen aus der Zoologischen Staatssammlung München, die von M. Perty bearbeitet wurden (Blattaria, Odonata, Isoptera, Trichoptera, Heteroptera, Homoptera – Auchenorrhynchi). – Spixiana, Suppl. **9**, 265–281

BURMEISTER, H. 1838: Handbuch der Entomologie, **II** (2). – Berlin.

CHOPARD, L. 1968: Gryllides, in: BEIER, M.: Orthopterorum Catalogus Pars 12. – Junk, s'Gravenhage.

DESCAMPS, M. 1983: Notes sur les types d'Eumastacoidea et d'Acridoidea decrits par M. Perty – Spixiana, Suppl. **9**, 291–294

GIGLIO-TOS, E. 1927: Orthoptera Mantidae, in: SCHULZE, F. E., KÜKENTHAL, W.: Das Tierreich 50. Lief. – Berlin u. Leipzig.

HORN, W., KAHLE, I. 1935–1937: Über entomologische Sammlungen, Entomologen und Entomo-Museologie, Teil I–III. – Entomol. Beih. **2–4**, 1–536

KIRBY, W. F. 1906: A synonymic catalogue of Orthoptera, II. Orthoptera Saltatoria, Pt. I. Achetidae et Phasgonuridae. – London, British Museum.

PERTY, J. A. M. 1830–1834: Delectus animalium articulatorum, quae in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis Augustissimi peracto collegerunt Dr. J. B. de Spix et Dr. C. F. Ph. de Martius. Fol. fasc. **1.** 1830, fasc. **2.** 1832, fasc. **3.** 1833. – München.

PRINCIS, K. 1963: Kleine Beiträge zur Kenntnis der Blattarien und ihrer Verbreitung. VII. – Opusc. Entomol. **28**, 147–155

Anschrift des Autors:
Dr. Martin Baehr, Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1b, 8000 München 19

SPIXIANA	Supplement 9	291–294	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Notes sur les types d'Eumastacoidea et d'Acridoidea décrits par M. Perty

Par **Marius Descamps**

Museum National d'Histoire Naturelle, Paris

Eumastacoidea

Sous-Famille Eumastacinae

Eumastax tenuis

Mastax tenuis Perty, 1832, p. 123, pl. 24, fig. 3. – Burmeister 1838, p. 653. – Serville 1839, p. 750. – Gerstaekker 1889, p. 46
Eumastax tenuis Burr, 1899, p. 259 (45); 1903, p. 16. – Bruner 1901, p. 22; 1911, p. 6; 1920, p. 17. – Descamps 1971, p. 152
Mastax virescens Westwood, 1841, p. 100. – Burr 1899, p. 259 (45). – Kirby 1910, p. 76. – Descamps 1971, p. 152
Mastax semicaecus Brunner, 1897, p. 15, pl. 9, fig. 118 ab. – Descamps 1971, p. 152
Eumastax semicaeca Burr, 1899, p. 268 (48); 1903, p. 16. – Rehn 1916, p. 272
Eumastax boliviana Hebard, 1931, p. 264. – Descamps 1971, p. 152

Localité type: Brésil «in Provinc. Piauhiensi», lectotype ♂.

La série conservée au Zoologische Staatssammlung de Munich comporte 3 exemplaires: 1♂ lectotype (sélectionné par C. S. Carbonell) porteur d'une étiquette de provenance, 1♂ de la même espèce dépourvu d'étiquette et 1♂ d'*Eumastacops caligo* Rehn et Rehn 1942 également dépourvu d'étiquette.

En raison des grandes difficultés d'identification spécifique inhérentes à ce genre et aussi de la rareté du matériel disponible, diverses espèces ont été rapportées par erreur à *E. tenuis* qui, de ce fait, a été signalé à tort d'un peu partout en Amazonie. A la suite des travaux récents consacrés aux Eumastacoidea sudaméricains (Descamps 1971, 1979 et in litt.) la distribution de l'espèce a pu être grossièrement délimitée mais de nombreux points obscurs restent à préciser. L'aire de répartition d'*E. tenuis* est en fait la plus grande qui soit actuellement connue au sein du genre. Elle s'étend sur tout l'est amazonien : de la Bolivie à Cayenne et de Tefé (signalisation la plus occidentale) à l'état de Piaui d'où elle ne nous est connue que par les exemplaires de von Spix et de von Martius. L'appartenance spécifique des exemplaires de Tefé est toutefois à confirmer. Les moeurs phryganophiles et la polyphagie de l'espèce sont de nature à rendre compte d'une répartition de cet ordre. Cette aire de répartition immense n'est partagée à notre connaissance, qu'avec *E. dorsti* Descamps 1977, espèce vraisemblablement arboricole, du sud de la Guyane française. Dix-neuf espèces sont par contre connues à ce jour de l'ouest amazonien.

Acridoidea

Sous-Famille Romaleinae

Tropidacris latreillei

Acrydium latreillei Perty, 1832, p. 123, pl. 24, fig. 4
Tropidacris latreillei, Scudder, 1869, p. 349

Localité type: Brésil «ad Amazonum flumen».

Le genre *Tropidacris* dans lequel règne la plus grande confusion terminologique est actuellement en cours de révision par C. S. Carbonell. L'exemplaire étudié par Perty porte une étiquette de Carbonell datant de plusieurs années déjà et portant la mention: « probablement synonyme de *Tropidacris cristatus* (Linné)». Il est nécessaire d'attendre les résultats de l'étude actuellement en cours pour connaître l'appellation véritable de cette espèce.

Sous-Famille Copiocerinae

Antiphon acropyrinon

Monachidium acropyrinon Perty, 1832, p. 123, pl. 24, fig. 5. – Burmeister 1838, p. 626. – Serville 1839, p. 637
Antiphon acropyrinon, Stal 1878, p. 55. – Kirby 1910, p. 464
Antiphon gallus Stal 1878, p. 55. – Kirby 1910, p. 464. N. syn.

Localité type: Brésil « in Provincia Bahiensi » ; la série conservée au Zoologische Staatssammlung de Munich comporte 3 exemplaires ♀.

En 1878 Stal met en synonymie *Monachidium ornatum* Saussure 1859 avec *M. acropyrinon* Perty 1834. La comparaison des types nous a permis de constater qu'il s'agit bien de 2 espèces distinctes comme le pensait Kirby (1910) qui laisse figurer l'espèce de Saussure dans sa liste des *Antiphon*. En revanche *A. gallus* décrite par Stal 1878 et figurant également dans la liste de Kirby est identique à l'espèce de Perty.

Le genre *Antiphon* ne comporte donc que 2 espèces: *A. acropyrinon* (Perty, 1834) et *A. ornatum* (Saussure, 1859).

Ces 2 espèces se différencient comme suit:

– Fémurs et tibias postérieurs marron, le croissant génicularie brun; tête et pronotum brun clair; crête pronotale finement serrulée dans la prozone. *A. acropyrinon* (Perty, 1834)

– Fémurs et tibias postérieurs bleu foncé; un large anneau prégéniculaire jaune; tête et pronotum bleu foncé à bande jaune bien marquée sur le bord postérieur de la métazone; crête pronotale à 2 saillies subconiques dans la prozone. *A. ornatum* (Saussure, 1859)

Nous donnons ci-dessous pour chacune de ces deux espèces les premières signalisations précises (M. N. P. = Muséum national Paris, M. N. R. J. = Museu nacional Rio de Janeiro).

Antiphon acropyrinon: Bresil : Minas Gerais : env. de Passa Quatro, bords du rio Las Pedras, altitude 1000 m, 1♀, 1903 (E. R. Wagner) MNP.

Rio de Janeiro : 1♀, 1904 (J. Decrais) MNP. – Itatiaia, 1♀, II/III-1921 (B. Lobo) MNRJ; id. (Maromba), 1♂ et 1♀, 21-II-1926 (J. F. Zikan) MNRJ ; id., 1♂, 14-I-1958 (D. Zajciw) MNRJ ; id., (Maromba), 1♂, 29-XII-1967 (Costa Leite, Seabra, Zikan) MNRJ. – Teresopolis, 1♀, MNP ; id., 1♀ (P. Schirch) MNRJ ; id., 1♀, 16-I-1959 (D. Zajciw) MNRJ.

Paraná : Campos Coritibanos, 1♀, MNRJ.

Santa Catarina : Corupa (anc. Hansa Humboldt), 1♀, V-1952 (A. Maller) MNRJ.

Antiphon ornatum : Bresil : Bahia : 28♂ et 23♀ des provenances suivantes : Borrolandia (Belmonte), 27-XII-1976 au 6-I-1977; Itamaraju, 14/17-I-1977 ; entre Itamaraju et Prado, 18/19-I-1977 (M. Descamps) MNP.

Espirito Santo : Jaguare, 1♂, III-1978 (Seabra, Roppa, Monné) MNRJ.

Monachidium lunus var. *cristaflammea*

Monachidium cristaflammea Perty, 1832, p. 124, pl. 24, fig. 6. – Burmeister 1838, p. 626. – Serville 1839, p. 637. – Kirby 1910, p. 463.

Localité type : Bresil : « in Brasilia aequatoriali ».

Le genre *Monachidium* Serville, 1831 comporte actuellement 3 espèces nominatives *M. lunus* Joh. 1763, *M. cristaflammea* Perty, 1832 et *M. opulentum* Gerstaecker 1889 que nous considérons, ainsi que le pressentait déjà Serville (1839) pour les deux premières, comme des chromotypes d'une seule et même espèce. Cette espèce est connue des Guyanes et du nord-est amazonien, la provenance la plus occidentale qui nous soit connue se situe dans la région de Manaus à l'est du Rio Negro et au nord de l'Amazone.

Autant qu'il nous est possible d'en juger de par le matériel à notre disposition, la forme *cristaflammea* à tibias postérieurs largement marqués de noir occuperait la partie sud de l'aire de répartition. La forme typique à tibias postérieurs entièrement rouges ne nous est connue que de la partie septentrionale, Guyane française notamment.

Copiocera erythrogastra

Xiphicera erythrogastra Perty, 1882, p. 122, pl. 24, fig. 2
Copiocera erythrogastra, Burmeister 1838, p. 612. – Gerstaecker 1889, p. 36. – Bruner 1908, p. 263; 1920, p. 64. – Rehn 1916, p. 289; 1920, p. 249
Opsomala erythrogastra, Serville 1839, p. 589

Localité type: Brésil «in montibus Prov. Minarum»; holotype ♀.

Xiphicera erythrogastra est l'espèce type du genre *Copiocera* (sous-famille Copiocerinae) groupant actuellement, dans la plus grande confusion, une quinzaine d'espèces inféodées aux Palmiers.

Elle a fait l'objet depuis sa description de signalisations relativement nombreuses mais peu sûres en raison d'erreurs d'identification.

Brésil: Province des Mines (Serville 1839); Olivença (Gerstaecker 1889); Abuna, rio Madeira (Rehn 1916); Goias (Rehn 1920). – Perou: Iquitos, Pebas (Gerstaecker 1889). – British Guiana, Trinidad (Bruner 1908). Disposant de plusieurs centaines d'exemplaires du genre *Copiocera* provenant principalement du nord-ouest amazonien, de la région guyanaise et de la Mata atlantica, nous n'en avons trouvé aucun qui corresponde au génotype. Rehn (1920) considère comme probable la synonymie entre *erythrogastra* et *euceros* (Marschall 1835). Une révision générale est indispensable.

L'espèce se caractérise par les valves inférieures de l'oviscapte non courbées; le fastigium du vertex large, largement bordé de noir, à bords subparallèles; la côte frontale visible du dessus, relativement large, à peine rétrécie à l'apex; la présence d'une ligne vertico-occipitale noire, se prolongeant sur le pronotum, peu marquée entre les sillons 1 et 3 et apparemment nulle au-delà.

Sous-Famille Acridinae

Guaranacris rubripennis n. comb.

Truxalis rubripennis Perty, 1832, p. 121, pl. 24, fig. 1
Hyalopteryx rubripennis, Kirby 1910, p. 105

Localité type: Brésil «ad fluvium St. Francisci»; holotype ♀.

Cet insecte appartient au groupe *Hyalopteryges* (sous-famille Acridinae). Dans sa révision du groupe Rehn 1944 divise le genre *Hyalopteryx* en 3 unités: *Hyalopteryx* Charpentier, 1845, *Paulacris* et *Guaranacris* Rehn, 1944. Il répartit dans ces 3 genres 4 des 5 espèces rapportées par Kirby (1910) au genre *Hyalopteryx* ne tenant pas compte de la 5è *Truxalis rubripennis* et ne faisant aucun commentaire à son sujet.

Bien qu'il s'agisse d'une ♀, l'insecte décrit par Perty semble bien devoir être rapporté au genre monospécifique *Guaranacris* créé par Rehn pour *Hyalopteryx specularis* Bruner, 1906. Peut-être même les 2 espèces sont-elles identiques mais il n'est possible d'en juger que par comparaison du type de *rubripennis* avec des exemplaires rapportés à *specularis* ce que nous n'avons pu faire.

S'il en était bien ainsi, *G. rubripennis* serait largement distribué à travers le Cerrado, du Paraguay à la Caatinga.

Bibliographie

BRUNER L. 1900–1909: Biologia centrali americana. Insecta, Orthoptera. – Vol. **II**, 412 p.

— — 1911: South american Locusts (Acridoidea). – Ann. Carnegie Mus., **8**, p. 423–506

— — 1920: Saltatorial Orthoptera from South America and the isle of Pines. – Ann. Carnegie Mus., **13**, p. 5–91

BRUNNER VON WATTENWYL C. 1897: Observations on the colours of insects. – Leipzig.

BURMEISTER H. 1838: Handbuch der Entomologie. – Berlin, p. 397–756

BURR M. 1899: Essai sur les Eumastacides. – An. Soc. esp. Hist. nat. **28**, p. 253–304

— — 1903: Genera Insectorum. – Orthoptera, 15, Eumastacidae, 23 p.

DESCAMPS M. 1971: Les Eumastacidae de Colombie, révision des Eumastacinae et Paramastacinae. – Caldasia, **11**, p. 99–192

— — 1977. – Etude des écosystème guyanais. I. Eumastacoidea et Acridoidea dendrophiles (Orthoptera). – Annls Soc. ent. France, **13**, p. 193–236

— — 1979: Eumastacoidea néotropicaux, diagnoses, signalisations, notes biologiques. – Annls Soc. ent. France, **15**, p. 117–155

GERSTAECKER A. 1889: Characteristik einer Reihe bemerkenswerther Orthopteren. – Mitt. naturw. Ver. Neuvorpomm., **20**, p. 1–58

HEBARD M. 1931: Die Ausbeute der deutschen Chaco-Expedition 1925–26. – Orthoptera. „Konowia" Ztschr. f. syst. Insektende 10, p. 257–285

KIRBY W. F. 1910: A synonymic catalogue of Orthoptera. – Vol. **III.** Orthoptera Saltatoria. Part **II** (Locustidae vel Acridiidae) London, 674 p

PERTY M. 1830–34: Delectus animalium articulatorum, quae in itinere per Brasiliam annis 1817–1820 colligerunt Dr. DE SPIX et Dr. DE MARTIUS. – Monachii, vol. **24.**

REHN J. A. G. 1916: The Stanford expedition to Brazil, 1911, J. C. BRANNER, Director. Dermaptera and Orthoptera I. – Trans. Amer. ent. Soc., **42**, p. 215–308

— — 1920: Records and descriptions of brazilian Orthoptera. – Proc. Acad. nat. Sci. Philad., p. 214–293

— — 1944: A revision of the locusts of the group Hyalopteryges (Orthoptera; Acrididae; Acridinae). – Trans. Am. ent. Soc., **70**, p. 181–234

SAUSSURE H. DE 1859: Orthoptera nova americana. (Diagnoses praeliminares). – Rev. Mag. Zool., **11**, p. 390–394

SCUDDER S. H. 1869: A study of the gigantic lobe crested Grasshoppers of South and Central America. – Proc. Bost. Soc. nat. Hist., **12**, p. 345–355

SERVILLE J. G. A. 1839: Histoire naturelle des Insectes. – In: Roret Collection des Suites à Buffon. Orthoptères. – Paris, 776 p.

STAL C. 1878: Systema Acridiodeorum. Essai d'une systématisation des Acridiodées I. – K. Svenska Vetensk. Akad. Handl., **5**, p. 1–100

WESTWOOD J. O. 1841–45: Arcana entomologica. I. London.

Adresse de l'auteur:
Dr. Marius Descamps, Muséum National d'Histoire Naturelle,
45, Rue de Buffon, 75005 Paris

SPIXIANA	Supplement 9	295–305	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Die von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in Südamerika gesammelten Coleopteren

(Coleoptera – Scarabaeidae, Lucanidae und Passalidae)*

Von **Gerhard Scherer**

Zoologische Staatssammlung München

Abstract

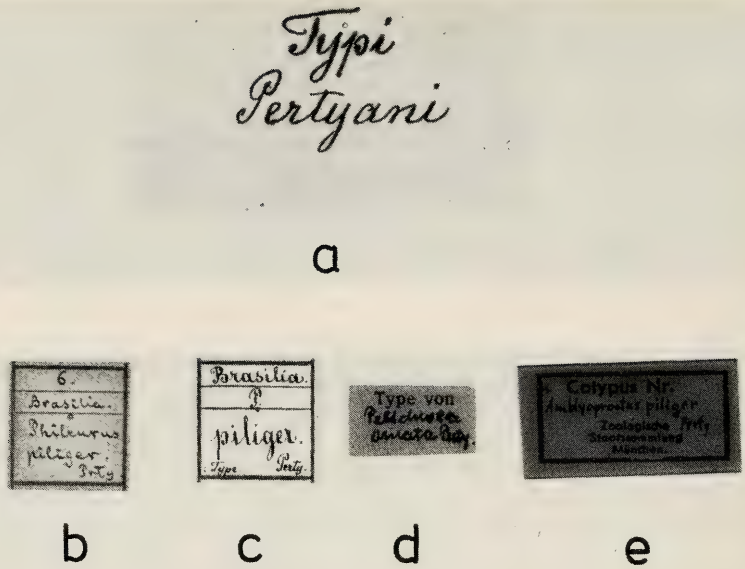
Numerous Coleoptera types from the material collected by Spix and Martius in Brazil (1817–1820) and described by PERTY (1830–1834) are stored in the Zoological Collection of the Bavarian State in Munich. PERTY's types of Scarabaeidae, Lucanidae, and Passalidae are listed, their condition is described, their number of specimens is mentioned. Type catalogues of PERTY's types from other beetle families are in preparation.

Dr. Joseph Anton Maximilian Perty (1804–1884) bekam 1827 von Professor Schubert, dem damaligen Konservator der Zoologischen Staatssammlung, den privaten Auftrag, die Insekten der Akademie zu ordnen. Der hoffnungsvolle und begabte Mann, der Perty sicherlich war, unterzog sich dieser Aufgabe mit großer Begeisterung. Vor allem das reiche Insektenmaterial, das Spix und Martius von ihrer Reise nach Südamerika mitgebracht hatten, harrte noch seiner Bearbeitung. Wie bei Ausbeuten so üblich, überwogen bei den Insekten die Coleopteren. Perty war vor allem Coleopterologe. Vielleicht war auch das große Coleopterenmaterial dieser Ausbeute, das sich ihm hier anbot, der Anlaß, daß Perty hauptsächlich in die coleopterologische Richtung gelenkt wurde. Von den 622 Insektenarten, die PERTY aus der Spix-Ausbeute beschrieb, sind 308 Käferarten, die übrigen verteilen sich auf 10 weitere Insektenordnungen.

Die Zahl der in der Zoologischen Staatssammlung noch auffindbaren PERTY-Typen ist in den einzelnen Käferfamilien sehr verschieden. Sehr gut sind die PERTY-Typen in der Käferfamilie Scarabaeidae erhalten. Wenn in dieser Familie auffällige Tiere fehlen, so dürfte es sich um solche Arten handeln, die zwischen oder vor den beiden letzten Kriegen durch Unverstand in die Schausammlung kamen und somit verlorengingen. Die PERTY'schen Käfertypen sind allgemein noch aus den Käferfamilien zahlreicher erhalten, die vor dem Zweiten Weltkrieg geordnet und in den damaligen Standardschüben untergebracht waren.

PERTY-Material als solches zu erkennen, erfordert vielfach ein großes Einfühlungsvermögen. Die Bezettelung des bisher untersuchten PERTY-Materials bei Käfern stammt nicht von Perty selbst. Das Käfermaterial trägt zweierlei Etiketten, solche mit kräftiger Handschrift (Abb. c), die von Dr. Max GEMMINGER (Zoologische Staatssammlung 1849–1886) stammt und Etiketten mit feinerer Handschrift (Abb. b), diejenige von Dr. Johannes Rudolph ROTH (Zoologische Staatssammlung 1843–1858). Schriftproben findet man in HORN & KAHLE (1937, Teil III, Tafel XXXI und XXXVIII). Vor allem ROTH war bei der Bezettelung sehr kritisch und versah seine Etiketten zusätzlich noch mit synonymischen Bemerkungen. Leider wurden bei dieser Etikettierung die Originalzettel von PERTY entfernt,

* Typenkataloge weiterer Familien sind in Vorbereitung.



Schriftproben von a und c Dr. Max GEMMINGER, – b Dr. Johannes Rudolph ROTH, – d Hans KULZER, – e Dr. Heinz FREUDE (Originalgröße)

wobei es sich wahrscheinlich um formlose, mit Bleistift beschriebene Zettel handelte, wie sie sich heute noch an den von KRIECHBAUMER etikettierten Hymenopteren befinden. Ein Etikett trägt immer nur das erste Tier einer Serie. Ein Indiz für weiteres Material, das PERTY bei seiner Bearbeitung vorgelegen hat, ist die Art der Nadelung. Viele der Käfer sind durch die linke und nicht wie üblich durch die rechte Flügeldecke genadelt. Dies trifft jedoch nicht immer zu, es gibt auch zahlreiche sichere PERTY-Typen, die durch die rechte Flügeldecke genadelt sind. Daß die Nadelung bei PERTY-Material nicht nur links, sondern auch rechts erfolgte, beweist ein Insektenkasten mit PERTY-Typen aus Familien, die noch nicht in die Sammlung eingeordnet sind. Diese Tiere sind verschieden genadelt und alle Etiketten daran tragen die Handschrift ROTH's. Dieser Kasten ist mit einem Zettel in der Handschrift GEMMINGER's als „Typi Pertyani" gekennzeichnet (Abb. a). Vielleicht hat so Gemminger das von Roth bezettelte Material nach dessen Tod (1858) kennzeichnen wollen. Die Art der Insektennadel, vor allem der Nadelkopf bei stärkerer Vergrößerung, kann einen gewissen Hinweis liefern. Jedoch findet man auch bei anderem Material aus dieser Zeit denselben Nadeltyp. So mancher Cotypus wird noch in der Sammlung stecken, vielleicht verlorengehen, jedoch sich nie feststellen lassen. Hier wird die große Gefahr deutlich, wenn fundortloses Material aus alten Sammlungen kritiklos entfernt wird. Manchmal findet man als Etikett auch nur ein grünes, rund ausgestanztes Etikett für Südamerika, wie man es auch von anderem alten südamerikanischen Material kennt. Genaue Fundorte kann man nur der Veröffentlichung PERTY's (1830–33) entnehmen. Auf den viereckigen, grün umrandeten Etiketten findet man meist zu oberst eine Zahl, die nicht zu deuten ist, außerdem handschriftlich Brasilia, Gattung, Art und Autor (Abb. b). Die orangeroten Typenzettel mit schwarzem Aufdruck „Type von" jeweils nur am ersten Tier der Syntypenserie dürften von Herrn Hans Kulzer (Präparator an der Zoologischen Staatssammlung zwischen den beiden Weltkriegen) angebracht worden sein (Abb. d). Einmal dürfte es sich um die Handschrift Kulzers handeln, und zweitens befinden sich diese Etiketten nur an den Tieren aus den Familien, die Herr Kulzer zwischen den beiden Weltkriegen aufgestellt hat. Einige PERTY-Tiere tragen rote Cotypenetiketten in der Handschrift von Dr. H. Freude (Abb. e).

Katalog

Genera und Arten der Urbeschreibungen folgen innerhalb der Unterfamilie alphabetisch, heutige gültige Gattungen und Synonyme darunter kursiv.

Familie Scarabaeidae

Coprinae

Canthon coronatus Perty loc. cit. p. 37
Coprobius coronatus (Perty) loc. cot. 214
„Hab. in montibus Prov. Minarum"
Typus: Es fehlt die rechte Vordertibie und die dazugehörige Tarse.

Canthon oxygonus Perty loc. cit. p. 37
Coprobius oxygonus (Perty) loc. cit. 214
„Habitat ad flumen S. Francisci"
Typus: Am rechten Hinterbein existieren nur noch die Tarsite 1–2.

Canthon sulcatus Perty loc. cit. p. 37
Canthidium sulcatum (Perty)
„Habitat in Brasilia australis, Prov. s. Pauli"
Typus: Perfekt.

Copris decorata Perty loc. cit. p. 42
Canthidium decoratum (Perty)
„Habitat in montibus Prov. Minarum"
Typus: Rechte Antenne fehlt; rechtes Mittelbein fehlt; Tarse am rechten Hinterbein fehlt.

Copris protensa Perty loc. cit. p. 42
Pinotus mormon Ljungh., 1799
„Hab. in Brasilia australi, Prov. S. Pauli"
Aus den zahlreichen Exemplaren der alten Sammlung läßt sich mit Sicherheit kein Perty vorgelegenes Stück feststellen.

Copris smaragdina Perty loc. cit. p. 42
Pinotus smaragdinus (Perty)
„Habitat in Brasilia australi, Prov. S. Pauli"
Typus: Es fehlt die linke Fühlerkeule.

Dendropaemon piceus Perty loc. cit. p. 39
„Hab. cum praecedente" *(D. viridis)*
Typus: Perfekt.

Dendropaemon viridis Perty loc. cit. p. 38
„Habitat in Brasilia australi, Prov. S. Pauli, in arboribus cariosis"
Lectoholotypus: Perfekt. Ein Lectoparatypus: Perfekt.

Eurysternus opatrinus Perty loc. cit. p. 39
Eurysternus inflexus Germar, 1824

„Hab. in Prov. Piauhiensi"

Es befinden sich zwei Exemplare aus der „Alten Sammlung" in der Zoologischen Staatssammlung, von welchen das erste ein Etikett mit Gemmingers Handschrift trägt „Brasilia, *E. inflexus* Germ.". Es kann natürlich, wie früher üblich, das Etikett ausgetauscht worden sein, als sich herausstellte, daß *opatrinus* synonym zu *inflexus* ist.

Onitis aeruginosus Perty loc. cit. p. 39
Gromphas aeruginosa (Perty)

„Habitat in mediterraneis prov. S. Pauli et Minorum"

Lectoholotypus: Es fehlen das linke Mittelbein und am rechten Hinterbein die Tarsenglieder 4–5. Das kräftigste ♂ von fast 2 cm Länge der kleinen Typenserie. Lectoparatypen: 3♂♂, 4♀♀.

Onitis chalcomelas Perty loc. cit. p. 40
Phaneus chalcomelas (Perty)

„Habitat in mediterraneis Prov. S. Pauli et Minarum"

Typus: 1♀. Am rechten Hinterbein fehlt das letzte Tarsenglied.

Onthophagus cruentus Perty loc. cit. p. 42
Canthidium ruficolle Germar, 1824

„Hab. in Brasilia australi, Prov. S. Pauli"

Nicht auffindbar.

Onthophagus onitoides Perty loc. cit. p. 41
Canthidium onitoides (Perty)

„Habitat in Brasilia australi, Prov. S. Pauli"

Typus: Es fehlt linkes Mittelbein.

Phaneus chryserythrus Perty loc. cit. p. 41
Oxysternon lautum M'Leay, 1819

„Hab. in mediterraneis Prov. Minarum"

Typus: ♂; am rechten Mittelbein fehlt die Tarse.

Phaneus planicollis Perty loc. cit. p. 40
Phaneus kirbyi Vigors, 1825

„Habitat in mediterraneis Prov. S. Pauli et Minarum".

Typus ♀: Perfekt.

Phaneus subtricornis Perty loc. cit. p. 41
Phaneus kirbyi Vigors, 1825

„Hab. in mediterraneis Prov. S. Pauli et Minarum".

Lectoholotypus ♀: Perfekt, nur Fühlerkeulen hohl.
2♀♀ Lectoparatypen.

Phaneus thalasinus Perty loc. cit. 40

„Habitat in mediterraneis Prov. S. Pauli".

Typus ♂: An der linken Vordertibie fehlt der Dorn; an Mittel- und Hinterbeinen fehlen die Tarsen.

Hybosorinae

Hybosorus gibbus Perty loc. cit. 43
Coelodes gibbus (Perty)

„Hab. in montibus Prov. Minarum".
Typus: Es fehlen rechtes Mittelbein und linke Hintertarse.

Acanthocerinae

Acanthocerus MacLeayi Perty loc. cit. p. 43
Cloeotus macleayi (Perty)

„Hab. in Prov. Pianhiensi"
Typus: Kopf fehlt; großes Loch auf der Unterseite des Abdomens; es fehlen die Tarsen vom rechten Mittel- und Hinterbein; linkes Hinterbein fehlt ganz.
Bei zwei Exemplaren könnte es sich um Paratypen handeln. Beide tragen das Etikett „Alte Sammlung", ein Exemplar ein Zusatzetikett „Brasilia" in anscheinend Gemmingers Handschrift.

Rutelinae

Euchlora cicatricosa Perty loc. cit. p. 47
Callistethus cicatricosa (Perty)

„Hab. in Brasilia australi, Prov. S. Pauli"
Typus: Links genadelt. An der linken Hintertarse nur noch Tarsite 1–2 vorhanden.

Geniates opacus Perty loc. cit. p. 47
Leucothyreus opacus (Perty)

„Hab. in montibus Prov. Minarum"
Typus: Antennen fehlen; am linken Hinterbein nur noch das Basitarsit vorhanden. Links genadelt. Es trägt u. a. ein Bestimmungsetikett det. Frey, 1975 mit folgendem Hinweis: „laut Beschreibung nicht *opacus* Perty". Das vorliegende Tier weicht jedoch von der Urbeschreibung nicht ab.

Geniates pruinosus Perty loc. cit. p. 47
Leucothyreus pruinosus (Perty)

„Habitat in montibus Prov. Minarum"
Typus: Linke Palpe abgebrochen; am linken Hinter- und rechten Hinterbein nur noch Tarsite 1–2 vorhanden, am rechten Hinterbein fehlt die Tarse ganz.

Macraspis badia Perty loc. cit. p. 52
Chasmodia badia (Perty)

„Habitat prope Sebastianopolin"
Typus: Nur an der rechten Antenne fehlt der Fühlerfächer. Links genadelt.
Sieben weitere Exemplare lassen sich nicht mit Sicherheit als Paratypen zuordnen.

Macraspis brunnea Perty loc. cit. p. 52
Chasmodia brunnea (Perty)

„Habitat in montibus Prov. Minarum"
Typus: Links genadelt. Die Tarsen des rechten Mittelbeines und die der Hinterbeine fehlen.

Macraspis taeniata Perty loc. cit. p. 52
Anticheira taeniata (Perty)

,,Hab. in montibus Prov. Minarum"

Typus: Links genadelt. Es fehlen der Fühlerfächer der rechten Antenne und das linke Hinterbein. Das Tier hatte anscheinend früher eine stärkere Nadel, an der jetzigen dünneren ist es mit Leim fixiert.

Ein weiteres rechts genadeltes Tier trägt eine orangerotes Etikett ,,Type von *Anticheira taeniata* Perty" in anscheinend H. Kulzers Handschrift. Darüber befindet sich ein weiteres Etikett mit anscheinend Roths Handschrift ,,2. Brasilia, *Chasmodia badia* Perty". H. Kulzer war anscheinend bei der Bezettelung ein Fehler unterlaufen, denn das Tier stimmt auch mit der Beschreibung von *Macraspis badia* Perty überein.

Pelidnota chalcothorax Perty loc. cit. p. 48

,,Habitat in Brasilia australi, Prov. S. Pauli"

Lectoholotypus: Perfekt. Drei Lectoparatypen.

Pelidnota cuprea Perty loc. cit. p. 49
Strigidia cuprea (Germar, 1824)

,,Hab. in Brasilia australi, Prov. S. Pauli"

Material: In der Sammlung befinden sich zwei Exemplare, die jeweils als Type von *cuprea* Perty bezeichnet sind. Eines mit der feineren Schrift Roths, dieses ist links genadelt. Als Gattung ist bereits *Strigidia* angegeben, so daß man annehmen muß, dieses Etikett kam erst nach 1844 an das Tier, als Burmeister diese Art zu *Strigidia* stellte. Dieses Exemplar ist jedoch schlecht erhalten. Das andere Exemplar ist durch die rechte Flügeldecke genadelt, mit einer etwas feineren Nadel und trägt ein Etikett mit anscheinend der Handschrift Gemmingers: ,,Brasilia, *O. cupreus*: Type Perty: Germ.". Dieses Etikett muß jedoch nach 1869 an das Tier gekommen sein, da Gemminger als Abkürzung für die Gattung ein O. verwendet und diese Art erstmals 1869 im Katalog von Gemminger & Harold (Vol. 4: 1221) unter *Odontognathus* aufgezählt wird. Wegen des besseren Erhaltungszustandes wurde dieses Exemplar als Lectoholotypus gewählt. Lectoholotypus: Fächer der rechten Antenne fehlt; am linken Hinterbein nur noch Tarsite 1–2 und am rechten Hinterbein nur noch Tarsit 1 vorhanden. Ein Lectoparatypus.

Pelidnota cupripes Perty loc. cit. p. 48

,,Hab. in Brasilia australi, Prov. S. Pauli"

Lectoholotypus: Perfekt. Ein Lectoparatypus. Vier weitere Exemplare könnten zur Syntypenserie gehören, wurden aber nicht berücksichtigt.

Pelidnota xanthogramma Perty loc. cit. p. 49
Strigidia pulchella (Kirby) forma *xanthogramma* (Perty)

,,Hab. in Serra do Caraca, Prov. Minarum"

Typus: Linkes Mittelbein ohne Tarse; das rechte Hinterbein besitzt nur noch das Basitarsit.

Rutela coerulea Perty loc. cit. p. 50

,,Hab. inter S. Pauli civitatem et Villam riccam"

Lectoholotypus: Etikett mit der Handschrift Roths ,,Brasilia, 14, *Rutela chalybea* Perty" und orangerotes Etikett ,,Type von *coerulea* Perty". Warum der Name *chalybea* verwendet wurde, ist fraglich. Jedenfalls stimmt das Tier vollkommen mit der Beschreibung von *coerulea* überein. Am rechten Hinterbein nur noch Tarsit 1–2 vorhanden. Lectoparatypus: Rechtes Hinterbein fehlt.

Rutela flavovittata Perty loc. cit. p. 49
Strigidia flavovittata (Perty)

„Hab. in Brasilia australi, Prov. S. Pauli"

Typus: Links genadelt. Rechtes Hinterbein fehlt. Sechs weitere Exemplare in der Sammlung lassen sich nicht eindeutig als Paratypen festlegen.

Rutela heraldica Perty loc. cit. p. 50

„Habitat in Prov. Piauhiensi"

Lectoholotypus: Links genadelt. Am rechten Vorderbein fehlt die Tarse. Lectoparatypus: Links genadelt. Am rechten Mittelbein fehlt die Tarse.

Rutela lauta Perty loc. cit. p. 50
Rutela coerulea forma *lauta* Perty

„Hab. in montibus Prov. Minarum"

Material: Mit Sicherheit läßt sich nur ein Exemplar als aus der Spix-Ausbeute feststellen. Ein weiteres Exemplar aus der „Alten Sammlung" wäre perfekt erhalten, doch reichen die Beweise nicht, es als Syntype zu betrachten.

Typus: Links genadelt. Am linken Hinterbein und rechten Vorderbein ist nur noch Tarsit 1 vorhanden, am rechten Mittel- und Hinterbein nur noch Tarsite 1–3.

Rutela ornata Perty loc. cit. p. 49
Strigidia xanthospila Germar, 1824

„Habitat in montibus Provinciae Minarum"

Lectoholotypus: Rechts genadelt. Lediglich die Klauen des äußersten Tarsengliedes des rechten Hinterbeines fehlen. Zwei Lectoparatypen, von welchen einer links genadelt ist.

Rutela smaragdina Perty loc. cit. 50
Pelidnota luxuriosa Blackwelder, 1944

„Hab. in montibus Prov. Minarum"

Lectoholotypus: Perfekt. Links genadelt. Zwei Lectoparatypen.

Melolonthinae

Dicrania dichroa Perty loc. cit. p. 51
Dicrania nigra Serv., 1825
Dicrania rubricollis Serv., 1825

„Habitat in Serra do Caraca, Prov. Minarum"

Typus: Perfekt.

Hoplia variegata Perty loc. cit. p. 52
Ceraspis variegata (Perty)

„Habitat in Serra de Tuuba, in mediterraneis Prov. Bahiensis"

Typus: Rechte Flügeldecke gesprungen; linkes Mittelbein und Hinterbeine fehlen; rechtes Mittelbein ohne Tarse; am linken Vorderbein nur Tarsit 1 und am rechten Vorderbein nur Tarsite 1–3 erhalten.

Macrodactylus haemorrhous Perty loc. cit. p. 51
Macrodactylus suturalis Mannerh., 1829

,,Habitat in montibus Prov. Minarum"

Material: 6 Exemplare, die alle einmal eine dickere Nadel getragen haben dürften, die jetzige dünnere Nadel ist jeweils am Tier mit Leim fixiert.

Lectoholotypus: Perfekt. Fünf Lectoparatypen, davon zwei noch perfekt.

Rhinaspis schranki Perty loc. cit. p. 47
Rhinaspis aenea Billb., 1820

,,Hab. in Provincia Piauhiensi"

Lectoholotypus: Perfekt. Lectoparatypus weniger gut erhalten. Sechs weitere Tiere aus der ,,Alten Sammlung" könnten zu diesem Material gehören, doch läßt sich das nicht mit Sicherheit feststellen.

Serica asperula Perty loc. cit. p. 48
Barybas asperula (Perty)

,,Hab. prope Sebastianopolin"

Typus: Die Vorderbeine besitzen nur noch Tarsit 1, das linke Hinterbein ebenfalls nur Tarsit 1, das rechte Hinterbein Tarsite 1–2.

Serica pelliculata Perty loc. cit. p. 48
Plectris pelliculata (Perty)

,,Hab. prope Sebastionopolin"

Typus nicht auffindbar.

Dynastinae

Cyclocephala brevis Perty loc. cit. p. 46
Euetheola bidentata Burm., 1847

,,Habitat in Serra do Caraca, Prov. Minarum"

Material: 5 Exemplare, die alle links genadelt sind.

Lectoholotypus: Perfekt. Vier Lectoparatypen von teils tadellosem Zustand.

Cyclocephala scarabaeina Perty loc. cit. p. 46
Ligyrus ebenus DeGeer, 1774

,,Habitat in montibus Prov. Minarum"

Typus: Linkes Mittelbein fehlt, ferner die Tarsen bis auf die des rechten Hinterbeines und die zwei Basalglieder des linken Hinterbeines.

Phileurus bajulus Perty loc. cit. p. 44
Homophileurus quadrituberculatus Beauv., 1806

,,Hab. in mediterraneis Prov. Minarum"

Typus: Von der rechten Antenne existieren nur noch die zwei Basalglieder. Am linken Mittel- und Hinterbein und rechtem Mittelbein nur noch Tarsite 1–3, am rechten Hinterbein nur noch Tarsite 1–2 vorhanden.

In der Sammlung befindet sich noch ein weiteres Exemplar mit einem Etikett in der Handschrift Gemmingers, wobei es sich um einen Paratypus handeln könnte.

Phileurus piliger Perty loc. cit. 44
Amblyoprodus piliger (Perty)

,,Hab. in montibus Prov. Minarum"

Lectoholotypus: Links genadelt. Rechtes Mittel- und Hinterbein, sowie linkes Hinterbein tragen nur noch Tarsite 1–3, am linken Vorderbein fehlen die Tarsen ganz. Lectoparatypus: Rechts genadelt.

Phileurus sinodendrus Perty loc. cit. p. 44
Trioplus cylindricus Mann., 1829

,,Habitat in Brasilia australia, Prov. S. Pauli"

Material: Drei Exemplare, alle links genadelt.

Lectoholotypus: An den beiden Vorderbeinen nur noch ein, an beiden Mittelbeinen nur noch zwei Tarsite, diese fehlen am linken Hinterbein vollkommen.

Scarabaeus aidoneus Perty loc. cit. p. 45
Heterogomphus aidoneus (Perty)

,,Habitat in mediterraneis Prov. S. Pauli et Minarum"

Material: Vier Exemplare, alle rechts genadelt.

Lectoholotypus: ♂ Am linken Hinterbein sind nur noch drei Tarsenglieder vorhanden. Lectoparatypen: Ein Männchen und zwei Weibchen.

Scarabaeus glauca Perty loc. cit. p. 45
Bothynus eutellus Serv., 1825

,,Hab. in mediterraneis Prov. S. Pauli"

Nicht auffindbar.

Scarabaeus pauson Perty loc. cit. p. 45
Heterogomphus pauson (Perty) loc. cit. p. 45

,,Habitat in mediterraneis Prov. Minarum"

Lectoholotypus: Links genadelt. Bis auf die linke Hintertarse vollkommen erhalten, diese ist angeklebt und scheint von einem anderen Tier zu sein. Zwei Lectoparatypen, ein Männchen und ein Weibchen, beide rechts genadelt.

Scarabaeus titornus Perty loc. cit. p. 45
Enema pan F., 1775

,,Hab. in mediterraneis Prov. S. Pauli et Minarum, et prope Sebastianopolin"

Nicht auffindbar. Es befinden sich zwei ♂♂ Exemplare in der Sammlung, bei denen es sich um Cotypen handeln könnte, doch läßt sich dies nicht mit Sicherheit aussagen.

Trichiinae

Inca fabricii Perty loc. cit. p. 51
Inca clathratus Olivier, 1792

,,Habitat in Deserto Prov. Minarum"

Typus: War ehemals scheinbar mit einer dickeren Nadel versehen, das Tier ist jetzt an der dünneren Nadel mit Leim fixiert. Am linken Vorderbein sind nur noch die Tarsite 1–2 erhalten, am linken Hinterbein fehlt die Tarse ganz.

Inca tapujo Perty loc. cit. p. 51
Inca bonplandi Gyll., 1817

,,Habitat in Deserto Prov. Minarum"

Es befinden sich sieben Exemplare aus der ,,Alten Sammlung" in der Zoologischen Staatssammlung, wovon eines ein grünumrandetes Etikett ,,Brasil., 78, Bonblandi ♂ (Schh.) Bm." trägt. Ob dieses gegen das mit dem PERTY'schen Namen ausgetauscht wurde, läßt sich nicht sagen.

Cetoninae

Gymnetis cincta Perty loc. cit. p. 53
Gymnetis holosericea flava Weber (*cincta* ♂ = *flava* Weber)

,,Habitat in Brasilia aequatoriali"

Typus: An den Hinterbeinen fehlen die Tarsen, am rechten Mittelbein nur noch Tarsite 1–2 erhalten.

Gymnetis scutellata Perty loc. cit. p. 53
Maculinetis maculosa insculpta Kirby, 1818

Nicht auffindbar.

Familie Lucanidae

Psilodon schuberti Perty loc. cit. p. 54
Syndesus schuberti (Perty)

,,Hab. in Prov. Piauhiensi"

Nicht auffindbar.

Chalcimon spixii Perty loc. cit. 54
Pholidotus spixi (Perty)

Typus: Befindet sich in einem sehr schlechten Zustand. Der Kopf ist erhalten und klebt auf einem Plättchen, das unter den restlichen Käfer genadelt ist. Pronotum fehlt. Abdomen mehrmals gebrochen. Elytren vorhanden.

Familie Passalidae

Passalus armatus Perty loc. cit. p. 54

,,Hab. in Brasilia aequatoriali"

Nicht auffindbar.

Passalus pelliculatus Perty loc. cit. 55
Passalus convexus Dalm., 1817

,,Hab. in mediterraneis Prov. Minarum et Bahiae"

Nicht auffindbar.

Passalus spectabilis Perty loc. cit. p. 55
Passalus interruptus L., 1754

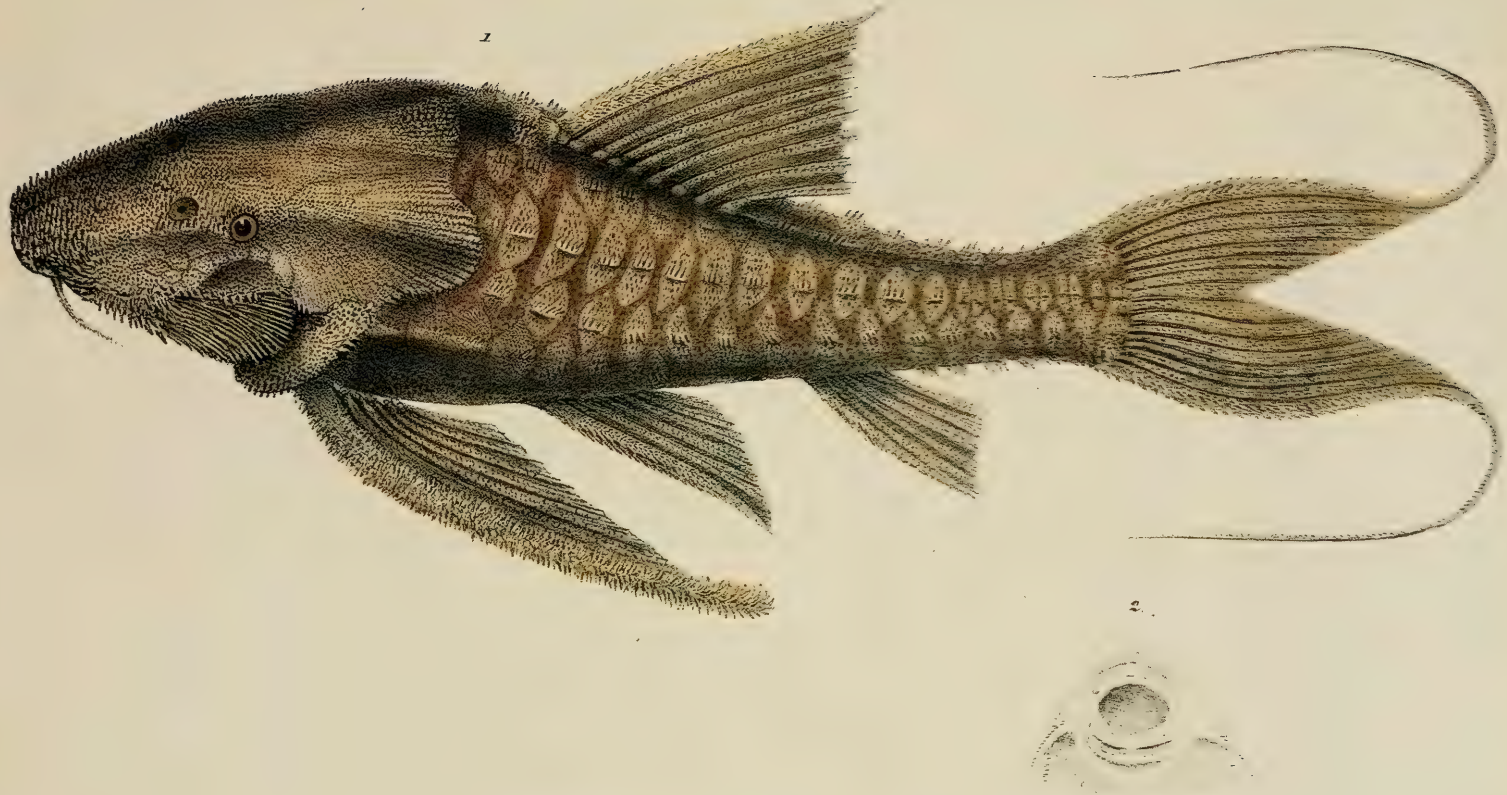
,,Habitat in Brasilia aequatoriali"

Nicht auffindbar.

Literatur

JUNK, W. & SCHENKLING, S. (Herausgeber): Coleopterorum Catalogus
— — 1910, **19** (8): 1–70 (Lucanidae) 1. Auflage
— — 1911–1927, **19** (38 & 90): 1–268 (Scarabaeidae: Coprinae)
— — 1912, **19** (43): 35–43 (Scarabaeidae: Hybosorinae), 44–51 (Scarabaeidae: Acanthocerinae)
— — 1912, **20** (45): 1–450 (Scarabaeidae: Melolonthinae)
— — 1935, **19** (142): 1–118, 1. Aufl. (Passalidae)
— — 1937, **21** (72): 1–431 (Scarabaeidae: Cetoninae)
— — 1937, **21** (75): 1–39 (Scarabaeidae: Trichiinae)
— — 1937, **21** (156): 1–124 (Scarabaeidae: Dynastinae)
— — 1958, **19** (8): 1–178, 2. Aufl. (Lucanidae)
— — 1958, **19** (142): 1–32, 2. Aufl. (Passalidae)
— — 1972, **20** (66): 1–429, 2. Aufl. (Scarabaeidae: Rutelinae)
PERTY, M., 1830–34: Delectus animalium articulatorum quae in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae regis augustissimi peracto collegerunt Dr. J. B. de Spix et Dr. C. F. Ph. de Martius. **1830** p. 1–60, T 1–12. – **1832** p. 61–124, T 13–24. – **1833** p. 125–224, T 25–40. München.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Gerhard Scherer, Zoologische Staatssammlung
Maria-Ward-Str. Ib, D-8000 München 19



ACANTHICUS Hystrix.

Tab. I.

SPIXIANA	Supplement 9	307–312	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Die Typen der von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius gesammelten und von M. Perty beschriebenen Dipterenarten (Insecta) in der Zoologischen Staatssammlung München

Von **Friedrich Reiss & Wolfgang Schacht**

Zoologische Staatssammlung München

Abstract

Types of Diptera species (Insecta) in the Zoological State Collection of Munich collected by Spix and Martius and described by Perty.

The dipterous type material in the Zoological State Collection of Munich (ZSM) collected by Spix and Martius in Brazil from 1817–1820, and described by Perty (1830–1834) is treated. Mentioned are the valid names, the condition, and labelling of the designated or so far undesignated type specimens. A list of Brazilian Diptera species described by Perty (l. c.) without types in the ZSM is added.

1. Einleitung

Von M. Perty wurden (1830–1834) aus dem Expeditionsmaterial, das J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in den Jahren 1817–1820 in Brasilien einbrachten, 24 Dipterenarten als neu beschrieben. Weitere 7 schon beschriebene Arten sind von Perty erwähnt. Sie sollen jedoch hier nicht behandelt werden. Zum Teil sind entsprechende Belegstücke in der Zoologischen Staatssammlung erhalten geblieben.

In Perty's Werk, in dem die species novae mit einem Kreuz hinter dem Artnamen gekennzeichnet sind, finden sich, wie es in Publikationen dieser Zeit nicht anders zu erwarten ist, keine Angaben über Anzahl und Geschlecht der Individuen, die den Beschreibungen zugrunde liegen. Jedoch ist das Geschlecht zum Teil auf den Tafelabbildungen zu erkennen. Dadurch ist die ursprüngliche Festlegung eines Typus oder einer Typenserie nicht gegeben. Diese Tatsache macht es, in Verbindung mit der noch zu besprechenden problematischen Etikettierung der Sammlungsexemplare, schwierig, das noch vorhandene Material den Originalbeschreibungen zuzuordnen. Die absolute Sicherheit, daß ein in Frage stehendes Sammlungsexemplar von Spix und Martius in Brasilien gesammelt wurde und Perty bei seiner Beschreibung vorgelegen hat, ist nicht zu erreichen. Durch einen sorgfältigen Vergleich der Etikettenform, -farbe und -beschriftung kann jedoch in vielen Fällen die Herkunft und ursprüngliche Bearbeitung des Materials sehr wahrscheinlich gemacht werden (Burmeister 1983).

Die nachfolgende Behandlung der einzelnen Arten soll und darf nicht als Typenrevision verstanden werden, da eine solche den Spezialisten der einzelnen Dipterenfamilien vorbehalten bleiben muß. Jedoch gibt die Aufstellung Auskunft über Umfang und Erhaltungszustand der Typenserien, die validen Namen der einzelnen Arten (nach dem Katalog der neotropischen Diptera) sowie den derzeitigen Stand der revidierenden Vorarbeiten.

Neben dem Sammlungsmaterial, das sich den von Perty (1830–1834) behandelten Dipterenarten zuordnen läßt, befinden sich in der Zoologischen Staatssammlung weitere Dipterenexemplare, die

nach der Etikettierung von Spix gesammelt und von Perty bestimmt und benannt, jedoch nicht publiziert worden sind. Auf diese nomina nuda soll ebenfalls nicht weiter eingegangen werden.

Abschließend sei erwähnt, daß der gesamte Dipterenteil in Perty's Werk im Jahre 1833 erschienen ist, und damit alle von Perty neu beschriebenen Arten unter diesem Erscheinungsdatum zu führen sind.

2. Etikettierung des Sammlungsmaterials

Fast alle vermutlichen oder als solche etikettierten Typusexemplare tragen an der Nadel entweder den Originalzettel von Spix mit einer handschriftlichen, mit Bleistift geschriebenen Nummer, in einem Einzelfall mit einem Buchstaben resp. ,,Piauhy" (Abb. 1 a bei Burmeister 1983), oder das ursprüngliche Sammlungsetikett von Perty (Abb. 1 b bei Burmeister 1983), resp. beide Etiketten. Hinzu kommt bei ebenfalls den meisten Exemplaren ein rotes Typusetikett mit dem Aufdruck ,,Type von" und dem handschriftlichen Eintrag ,,Perty" oder ,,Perty Del. an. anim." mit der folgenden Seitenzahl des ,,Delectus animalium", auf dem die Originalbeschreibung der entsprechenden Art erschienen ist, wie z. B. ,,183.". Dieses Etikett entspricht Abb. 1 e bei Burmeister 1983 (im folgenden als ,,1e" zitiert) und ist weder zeitlich noch personell zuzuordnen. Nur die beiden erstgenannten ursprünglichen Etikettensorten (im folgenden als ,,1a" und ,,1b" zitiert) können als Beleg für die Herkunft des Materials aus den Aufsammlungen von Spix gewertet werden. Jüngere und unter den einzelnen Arten erwähnte Etikette sind ohne Bedeutung für die Originalität des Materials.

Zu erwähnen ist noch, daß der ,,Delectus animalium" in zwei Versionen erschienen ist. Die in einem Band erschienene spätere Fassung weicht in der Paginierung geringfügig von der dreibändigen Erstfassung ab. Die auf den Etiketten erscheinenden Seitenzahlen beziehen sich auf die einbändige Fassung, während die in der vorliegenden Arbeit zitierten Seitenzahlen der dreibändigen Fassung entnommen sind.

3. Die einzelnen Arten

Von den folgenden Arten ist in der Zoologischen Staatssammlung kein Material erhalten geblieben:

Brachycera:

Cyphomyia chrysodota Perty, 1833: 184; nom. valid. *Cyphomyia chrysodota* Perty, 1833 (Stratiomyidae).

Sargus macquartii Perty, 1833: 185; nom. valid. *Sargus macquarti* Perty, 1833 (Stratiomyidae).

Lasia amethystina Perty, 1833: 181; nom. valid. *Panops splendens* (Wiedemann, 1824) (Acroceridae).

Dasypogon rufimanus Perty, 1833: 181; nom. valid. *Megapoda labiata* (Fabricius, 1805) (Asilidae).

Cyclorrapha:

Micropeza loripes Perty, 1833: 188; nom. valid. *Rainieria (Scipopus) erythrocephala* (Fabricius, 1805) (Micropezidae).

Calobata meigenii Perty, 1833: 188; nom. valid. *Taeniaptera annulata* (Fabricius, 1787) (Micropezidae).

Longina wiedemanni Perty, 1833: 188; nom. valid. *Longina abdominalis* Wiedemann, 1830 (Neriidae).

Lipoptena phyllostomatis Perty, 1833: 190; nom. valid. *Aspidoptera phyllostomatis* (Perty, 1833) (Streblidae).

Diaugia angusta Perty, 1833: 187; nom. valid. *Diaughia angusta* Perty, 1833 (Tachinidae).

Die restlichen von Perty beschriebenen Dipterenarten sind mit designiertem oder vermutlichem Typenmaterial in der Zoologischen Staatssammlung vertreten:

Nematocera:

Penthetria nigrita Perty, 1833: 180, Tafel 36, Fig. 1; nom. valid. *Penthetria nigrita* Perty, 1833 (Bibionidae).

Vorhanden sind 2 Exemplare an einer Nadel; oben ein ♀, dem das Abdomen, die Vorderbeine, das linke Mittelbein und das rechte Hinterbein fehlen; unten ein ♂, dem die Vorder- und Mittelbeine sowie das linke Hinterbein fehlen.

Etikettierung: Etikett 1b mit der Aufschrift „1. / Brasil. / P. / nigrita Pty.".

2 weitere Exemplare befinden sich ebenfalls an einer Nadel; oben ein ♀, dem die rechte Antenne, beide Vorderbeine, das rechte Mittel- und das linke Hinterbein fehlen; am rechten Hinterbein fehlen die Tarsenglieder 2–5; unten ein ♂, dem der Kopf, alle Beine bis auf das rechte Hinterbein sowie die Spitze des rechten Flügels fehlen.

Etikettierung: Etikett 1a mit der Aufschrift „C".

Ein fünftes Exemplar an demselben Nadeltyp wie die vorigen Stücke besitzt keinerlei Etikettierung.

Keines der Exemplare ist als Typus ausgezeichnet, obwohl die 4 erstgenannten Stücke dafür in Frage kommen und Hardy 1945 feststellt: „Type located in the Zoological Museum at Munich.". Pertys Abbildung ist ein ♀.

Brachycera:

Acrochaeta elegans Perty, 1833: 184, Tafel 36, Fig. 15; nom. valid. *Acrochaeta elegans* Perty, 1833 (Stratiomyidae).

Vorhanden ist ein ♀, dem das linke Mittel- und Hinterbein fehlen.

Etikettierung: Etikett 1b mit der Aufschrift „1. / Brasil. / A. / elegans / Pty."; Etikett 1e mit der Aufschrift „Type von / Perty. / Del. anim. / 183.".

Sargus falléni Perty, 1833: 184, Tafel 37, Fig. 1; nom. valid. *Rhaphiocera falleni* (Perty, 1833) (Stratiomyidae).

Vorhanden ist ein ♀, dem die Tarsen am linken Vorderbein, das linke Mittel- und Hinterbein, der linke Flügel und die linke Antenne fehlen.

Etikettierung: Etikett 1b mit der Aufschrift „9. / Brasil. / S. / falleni / Pty."; ein weißes Etikett mit der Aufschrift „Rhaphiocera / armata ? Wd / = ? falleni Prty.".

Rechts neben dem genannten Exemplar steckt ein weiteres *Rhaphiocera*-Exemplar (? ♂ od. ♀) mit folgender Etikettierung: Etikett 1b mit der Aufschrift „7. / Brasil. / S. / armatus / Wiedem". Ihm ist ein handschriftlicher Zettel beigesteckt mit folgender Notiz: „Das erste Exemplar ist wohl Rhaphiocera armata Wd. Das zweite ? – Nach der Figur Pertys scheint eher das 2. Expl. Falleni Perty zu sein. Etiketten vertauscht ??". Auf diesen Befund dürfte die bei James 1973 zitierte fragliche Synonymisierung von *R. falleni* (Perty, 1833) mit *R. armata* (Wiedemann, 1830) zurückgehen. Eines der beiden Exemplare sollte als Holotypus von *falleni* festgelegt werden.

Pangonia castanea Perty, 1833: 182, Tafel 36, Fig. 8; nom. valid. *Fidena castanea* (Perty, 1833) (Tabanidae).

Vorhanden ist ein ♀, dem die rechte Flügelspitze, das linke Vorderbein und am rechten Hinterbein die Tibia und Tarsen fehlen.

Etikettierung: Etikett 1a mit der Aufschrift „525"; Etikett 1b mit der Aufschrift „9. / Brasil. / P. / castanea / Pty."; Etikett 1e mit der Aufschrift „Type von Perty"; ein Etikett mit der Aufschrift „Pangonia / castanoptera P. / O. Kröber det. 1912".

Hadrus chalybeus Perty, 1833: 183, Tafel 36, Fig. 10; nom. valid. *Selasoma tibiale* (Fabricius, 1805) (Tabanidae).

Vorhanden ist ein ♂, dem die rechte Antenne, das rechte Mittelbein und beide Hinterbeine fehlen.

Etikettierung: Etikett 1a mit der Aufschrift „1295"; Etikett 1b mit der Aufschrift „2. / Brasil. / chalybeus / Pty."; Etikett 1e mit der Aufschrift „Type von Perty"; ein Etikett mit der Aufschrift „Selasoma / tibiale F. / O. Kröber det. 1912".

Ein weiteres ♀ Exemplar, dem der Kopf fehlt, hat die Etikettierung: Etikett 1a mit der Aufschrift „1199"; Etikett 1e mit der Aufschrift „Co Type von / Perty"; ein Etikett mit der Aufschrift „Selasoma / tibiale F. / O. Kröber det. 1912".

Laphria leptogastra Perty, 1833: 180, Tafel 36, Fig. 2; nom. valid. *Dasypogon leptogaster* (Perty, 1833) nach Hull 1962 (Asilidae).

Vorhanden ist ein ♂, dem an beiden Antennen das dritte Glied fehlt.

Etikettierung: Keine Originaletiketten; ein Etikett mit der Aufschrift „Lectotype / Plesiomma ♂ / leptogaster (Perty) / N. Papavero det. 72". Die Lectotypen-Designierung ist nicht valid, da sie bisher nicht publiziert wurde.

Laphria macquartii Perty, 1833: 181, Tafel 36, Fig. 3; nom. valid. *Lampria macquarti* (Perty, 1833) (Asilidae).

Vorhanden ist ein ♀, dem der Kopf großenteils fehlt.

Etikettierung: Etikett 1a mit der Aufschrift „C"; Etikett 1b mit der Aufschrift „13. / Brasil. / L. / macquartii / Pty."; Etikett 1e mit der Aufschrift „Type von / Perty"; ein Etikett mit der Aufschrift „Type / Laphria/ macquarti Pty / N. Papavero det. 72".

Laphria coarctata Perty, 1833: 181, Tafel 36, Fig. 4; nom. valid. *Blepharepium coarctatum* (Perty, 1833) (Asilidae).

Vorhanden ist ein ♂, dem der Kopf, das linke Vorder- und Mittelbein, die beiden Hinterbeine und die ersten 3 Abdominalsternite fehlen.

Etikettierung: Etikett 1a mit der Aufschrift „1037"; Etikett 1b mit der Aufschrift „19. / Brasil. / L. / coarctata / Pty."; Etikett 1e mit der Aufschrift „Type von / Perty"; ein Etikett mit der Aufschrift „Type ♂ / Blepharepium / coarctatum (Pty) / N. Papavero det. 72".

Midas heros Perty, 1833: 183, Tafel 36, Fig. 11; nom. valid. *Mydas heros* Perty, 1833 (Mydidae).

Vorhanden sind 3 als Typen bezeichnete Exemplare. Das erste Exemplar, ein ♂, dem das Spitzenviertel des linken Flügels fehlt, ist von N. Papavero 1972 als Lectotypus bezeichnet worden. Diese Designierung ist nicht valid, da eine entsprechende Publikation fehlt.

Etikettierung: Etikett 1e mit der Aufschrift „Type von / Perty / Del. anim. / 184."; ein Etikett mit der Aufschrift „Midas / heros / Perty"; ein Etikett mit der Aufschrift „Typus Nr. / Zoologische Staatssammlung / München"; ein Etikett mit der Aufschrift „Lectotype / Mydas ♂ / heros Perty / N. Papavero det. '72".

Dem zweiten Exemplar, einem ♂, fehlen die beiden dritten Antennenglieder, das linke Mittel- und Hinterbein sowie die Tarsen des linken Vorder- und rechten Mittelbeins.

Etikettierung: Etikett 1a mit der Aufschrift „549"; Etikett 1e mit der Aufschrift „Type von / Perty"; ein Etikett mit der Aufschrift „Midas / heros / Perty"; ein Etikett mit der Aufschrift „Typus Nr. / Zoologische / Staatssammlung / München."; ein Etikett mit der Aufschrift „Gen. / Midas / W.".

Dem dritten Exemplar, einem ♀, fehlen die beiden dritten Antennenglieder und das letzte Tarsenglied des linken Vorder- und Hinterbeins.

Etikettierung: Etikett 1b mit der Aufschrift „1. / Brasil. / M. / heros / Pty."; Etikett 1e mit der Aufschrift „Type von / Perty"; ein Etikett mit der Aufschrift „Typus Nr. / Zoologische / Staatssammlung / München.".

Cyclorrhapha:

Thecomyia longicornis Perty, 1833: 189, Tafel 37, Fig. 6; nom. valid. *Thecomyia longicornis* Perty, 1833 (Sciomyzidae).

Vorhanden ist ein ♀, dem die linke Antenne fehlt. Es ist nicht als Type etikettiert, obwohl es dafür in Frage kommt.

Etikettierung: Etikett 1b mit der Aufschrift „1. / Brasil. / Th. / longicornis / Pty.".

Ropalomera spinosa Perty, 1833: 189, Tafel 37, Fig. 7; nom. valid. *Ropalomera clavipes* (Fabricius, 1805) (Ropalomeridae).

Vorhanden ist ein komplettes, aber stark verschmutztes ♂, das nicht als Type bezeichnet ist, jedoch dafür in Frage kommt.

Etikettierung: Etikett 1a mit der Aufschrift „1810"; Etikett 1b mit der Aufschrift „1. / Brasil. / R. / spinosa / Pty.".

Heleomyza pulchella Perty, 1833: 187, Tafel 37, Fig. 8; nom. valid. ? (? Curtonotidae).

Vorhanden ist ein ♂, dem die Tarsen am rechten Vorderbein und die Tarsenglieder 2–5 am rechten Mittelbein fehlen. Das Exemplar ist, obwohl noch nicht designiert, als Type zu verstehen.

Etikettierung: Etikett 1a mit der Aufschrift „3"; Etikett 1b mit der Aufschrift „2. / Brasil. / H. / pulchella / Pty.".

Die Art *pulchella* Perty wird im Katalog der neotropischen Dipteren unter der Familie Curtonotidae nicht geführt (Wirth 1975). Jedoch vermutet Czerny (1924: 162) die Zugehörigkeit zur Gattung *Cyrtonotum* (= Curtonotum), da Perty die Art mit *Curtonotum gibbum* (Fabricius, 1805) vergleicht.

Eristalis decorus Perty, 1833: 185, Tafel 37, Fig. 3; nom. valid. *Palpada decora* (Perty, 1833) (Syrphidae).

Vorhanden sind 2♀♀, die als Typen designiert sind. Das erste Exemplar ist vollkommen erhalten.

Etikettierung: Etikett 1a mit der Aufschrift „Piauhy"; Etikett 1e mit der Aufschrift „Type von / Perty / Del. an. 185.".

Dem zweiten Exemplar fehlen beide Antennen.

Etikettierung: Etikett 1b mit der Aufschrift „4. / Brasil. / E. / decorus / Pty."; Etikett 1e mit der Aufschrift „Type von / Perty / Del. an. 185".

Microdon cyaneus Perty, 1833: 186, Tafel 37, Fig. 4; nom. valid. *Microdon cyaneus* Perty, 1833 (Syrphidae)

Vorhanden ist ein ♂, dem die beiden dritten Antennenglieder und das rechte Vorderbein fehlen.

Etikettierung: Etikett 1b mit der Aufschrift „2. / Brasil. / M. / cyaneus / Pty."; Etikett 1e mit der Aufschrift „Type von / Perty / Del. an. 186.".

Hippobosca nigra Perty, 1833: 190, Tafel 37, Fig. 15; nom. valid. *Lynchia nigra* (Perty, 1833) (Hippoboscidae).

Vorhanden ist ein Exemplar (? ♂ od. ♀), dem das linke Hinterbein sowie die Tarsen des rechten Mittel- und Hinterbeins fehlen. Obwohl keine Originaletiketten vorhanden sind, ist das Exemplar als Holotypus designiert.

Etikettierung: ein Etikett mit der Aufschrift „Zool. St.-S. München / Typus / von Hippobosca / nigra / Perty. / Speiser rev."; ein Etikett mit der Aufschrift „Holotypus Nr. / Zoologische / Staatssammlung / München."; ein Etikett mit der Aufschrift „J. G. Bequaert det. 1933 / Lynchia nigra (Perty) / Holotype!".

4. Zusammenfassung

Behandelt wird das in der Zoologischen Staatssammlung München (ZSM) noch vorhandene Typenmaterial von Dipterenarten, die 1817–1820 von Spix und Martius in Brasilien gesammelt und von PERTY (1830–1834) beschrieben worden sind. Angegeben sind die validen Namen, der Erhaltungszustand und die Etikettierung der designierten und noch zu designierenden Typusexemplare. Eine Liste der von PERTY (l. c.) beschriebenen brasilianischen Dipterenarten ohne Typen in der ZSM ist beigefügt.

5. Literatur

BURMEISTER, E.-G. 1983: Die Geschichte der von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius in Brasilien gesammelten Arthropoden und deren Bearbeitung durch M. Perty. – Spixiana Suppl. **9:** 261–264

CZERNY, L. 1924: Monographie der Helomyziden (Dipteren). – Abh. zool.-bot. Ges. Wien, **15:** 1–166

HARDY, D. E. 1945: Revision of Nearctic Bibionidae including Neotropical Plecia and Penthetria (Diptera). – Univ. Kans. Sci. Bull., **30/2** (15): 367–547, 13 Pls.

HULL, F. M. 1962: Robber Flies of the World: The Genera of the Family Asilidae, Part 1. – Smiths. Inst. U. S. Natn. Mus. Bull., **224/1,** 430 pp, 29 figs.

JAMES, M. T. 1973: A catalogue of the Diptera of the Americas south of the United States. 26. Family Stratiomyidae. – Mus. Zool., Univ. São Paulo, 95 pp.

PERTY, J. A. M. 1830–1834: Delectus animalium articulatorum, quae in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae Regis Augustissimi peracto collegerunt Dr. J. B. de Spix et Dr. C. F. Ph. de Martius. – Fol. fasc. **1.** 1830, fasc. **2.** 1832, fasc. **3.** 1833, München.

WIRTH, W. W. 1975: A catalogue of the Diptera of the Americas south of the United States. 78. Family Curtonotidae. – Mus. Zool., Univ. São Paulo, 5 pp.

Anschrift der Autoren:
Dr. Friedrich Reiss und Wolfgang Schacht,
Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1b, 8000 München 19

SPIXIANA	Supplement 9	313–317	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Die Fischausbeute der Brasilien-Expedition 1817–1820 von J. B. v. Spix und C. F. Ph. v. Martius

Von **Fritz Terofal**

Zoologische Staatssammlung München

Das Sammlungsmaterial an Süßwasser- und Meeresfischen der Brasilien-Expedition 1817–1820 umfaßte 116 Exemplare aus 93 Arten, deren Benennung und Abbildung (bis auf 2 Arten, *Erythrinus salvus* Agassiz und *Erythrinus microcephalus* Agassiz) noch von J. B. von Spix selbst durchgeführt bzw. überwacht worden waren (v. Martius, 1829: ,,Quod ad pisces attinet, nil praeter icones jam in lapide delineatas reliquit").

Nach dem Tode J. B. von Spix am 15. Mai 1826 übernahm, auf Anraten von C. F. Ph. von Martius, Dr. Louis Agassiz die wissenschaftliche Bearbeitung des vorhandenen Materials; er schuf für 26 Arten eine neue Artbezeichnung bzw. stellte sie in neuaufgestellte Gattungen. Seine Ergebnisse wurden in dem Band ,,Selecta Genera et Species Piscium Brasiliensium" 1829 veröffentlicht. Das Werk enthält im Abbildungsteil 7 Schwarzweiß-Tafeln über den Fischfang der Eingeborenen, 84 handkolorierte Fischtafeln und 6 Schwarzweiß-Tafeln zur Anatomie der bearbeiteten Fischarten.

In der folgenden Übersicht werden, in der Reihenfolge ihrer Beschreibung von 1829, die damaligen Fischnamen der heute gültigen Bezeichnung (soweit Revisionen bzw. Synonymie-Listen vorliegen) gegenübergestellt. Bei mehreren Arten kann die genaue Anzahl der gesammelten Exemplare (pl. = ,,specimina plura") nicht mehr festgestellt werden, da die gesamte Fischausbeute 1944 vernichtet worden ist (s. unten). In der Rubrik der alten Namen werden in Klammern die Tafelunterschriften nach v. Spix angegeben.

1	*Acanthicus Hystrix* Spix. *(Acanthicus Hystrix)*	*Acanthicus hystrix* Spix in Agassiz, 1829
1	*Rhinolepis aspera* Spix *(Rhinolepis aspera)*	*Rhinolepis aspera* Spix in Agassiz, 1829
1	*Loricaria rostrata* Spix *(Loricaria rostrata)*	*Sturisoma rostrata* (Spix in Agassiz, 1829)
1	*Hypostoma etentaculatum* Spix *(Hypostoma etentaculatum)*	*Pterygoplichthys etentaculatum* (Spix in Agassiz, 1829)
1	*Cetopsis coecutiens* Agass. *(Silurus coecutiens)*	*Cetopsis coecutiens* (Lichtenstein, 1819)
pl.	*Cetopsis Candiru* Agass. *(Silurus Candirú)*	*Hemicetopsis candiru* (Spix in Agassiz, 1829)
1	*Doras Humboldti* Agass. *(Corydoras edentatus)*	*Oxydoras niger* (Valenciennes, 1817)
2	*Hypophthalmus edentatus* Spix. *(Hypophthalmus edentatus)*	*Hypophthalmus edentatus* (Spix in Agassiz, 1829)
1	*Hypophthalmus nuchalis* Spix *(Hypophthalmus nuchalis)*	*Auchenipterus nuchalis* (Spix in Agassiz, 1829)
pl.	*Pimelodus Spixii* Agass. *(Pimelodus albidus)*	*Arius spixii* (Agassiz, 1829)

1	*Pimelodus rigidus* Spix *(Pimelodus rigidus)*	*Pimelodus maculatus* Lacépède, 1803
1	*Pimelodus Pirinampú* Spix *(Pimelodus Pirinampú)*	*Pinirampus pirinampu* (Spix in Agassiz, 1829)
1	*Pimelodus ctenodus* Agass. *(Pimelodus ctenodus)*	*Calophysus macropterus* (Lichtenstein, 1819)
2	*Phractocephalus bicolor* Agass. *(Pirarara bicolor)*	*Phractocephalus hemiliopterus* (Schneider in Bloch, 1801)
1	*Platystoma Lima* Agass. *(Sorubim infraoculare)*	*Sorubim lima* (Schneider in Bloch, 1801)
1	*Platystoma planiceps* Agass. *(Sorubim Pirauáca)*	*Sorubimichthys planiceps* (Agassiz 1829)
1	*Platystoma spatula* Agass. *(Sorubim Jandiá)*	*Sorubimichthys spatula* (Agassiz, 1829)
1	*Platystoma corruscans* Agass. *(Sorubim Caparary)*	*Pseudoplatystoma corruscans* (Agassiz, 1829)
1	*Platystoma truncatum* Agass. *(Platystoma truncatum)*	*Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus, 1766)
1	*Heterobranchus sextentaculatus* Spix *(Heterobranchus 6-tentaculatus)*	*Rhamdia quelen* (Quoy & Gaimard, 1824)
1	*Sudis gigas* Cuv. *(Sudis Pirarucú)*	*Arapaima gigas* (Cuvier, 1829)
1	*Erythrinus salvus* Agass. (ohne Tafelabbildung)	*Hoplerythrinus unitaeniatus* (Spix in Agassiz, 1829)
1	*Erythrinus unitaeniatus* Spix *(Erythrinus 1-taeniatus)*	*Hoplerythrinus unitaeniatus* (Spix in Agassiz, 1829)
1	*Erythrinus macrodon* Agass. *(Erythrinus Trahira)*	*Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)
1	*Erythrinus microcephalus* Agass. (ohne Tafelabbildung)	*Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)
1	*Erythrinus brasiliensis* Spix *(Erythrinus brasiliensis)*	*Hoplias malabaricus* (Bloch, 1794)
1	*Osteoglossum bicirrhosum* Vand. *(Ischnosoma bicirrhosum)*	*Osteoglossum bicirrhosum* Vandelli, 1829
2	*Glossodus Forskalii* Agass. *(Engraulis sericus) (Engraulis bahiensis)*	*Albula vulpes* (Linnaeus, 1758)
2	*Engraulis grossidens* Cuv. in litt. *(Engraulis Janeiro)*	*Lycengraulis grossidens* (Agassiz, 1829)
1	*Engraulis tricolor* Agass. *(Engraulis Piquitinga)*	*Anchoa tricolor* (Agassiz, 1829)
2	*Clupea (Clupanodon) aureus* Spix *(Clupanodon aureus)*	*Brevoortia aurea* (Spix in Agassiz, 1829)
3	*Chatoessus thrissoides* Agass. *(Clupanodon thrissoides)*	*Megalops thrissoides* (Schneider in Bloch, 1801)
1	*Pristigaster Martii* Agass. *(Pristigaster* Martii)	*Pristigaster martii* Agassiz, 1829
1	*Anodus elongatus* Spix *(Anodus elongatus)*	*Anodus elongatus* Spix in Agassiz, 1829
1	*Anodus latior* Spix *(Anodus latior)*	*Anodus latior* Spix in Agassiz, 1829
1	*Prochilodus argenteus* Agass. *(Pacu argenteus)*	*Prochilodus marggravii* (Walbaum, 1792)
1	*Prochilodus nigricans* Agass. *(Pacu nigricans)*	*Prochilodus nigricans* Agassiz, 1829

1	*Leporinus novemfasciatus* Spix *(Leporinus 9-fasciatus)*	*Leporinus fasciatus* (Bloch, 1794)
2	*Schizodon fasciatus* Agass. *(Curimata fasciatus)*	*Schizodon fasciatus* Agassiz, 1829
2	*Chalceus angulatus* Spix *(Chalceus angulatus)*	*Triportheus angulatus* (Spix in Agassiz, 1829)
1	*Chalceus amazonicus* Agass. *(Characinus amazonicus)*	*Brycon opalinus* (Cuvier, 1817)
1	*Tetragonopterus chalceus* Agass. *(Tetragonopterus chalceus)*	*Tetragonopterus chalceus* Agassiz, 1829
2	*Serrasalmo Piranha* Cuv. *(Serrasalmo Pirainha)*	*Pygocentrus piraya* (Cuvier, 1820)
1	*Serrasalmo aureus* Spix *(Serrasalmo aureus)*	*Pygocentrus aureus* (Spix in Agassiz, 1829)
1	*Serrasalmo nigricans* Spix *(Serrasalmo nigricans)*	*Pygocentrus piraya* (Cuvier, 1820)
3	*Myletes aureus* Agass. *(Tetragonopterus aureus)*	*Mylossoma aureum* Agassiz, 1829)
1	*Myletes bidens* Spix *(Myletes Bidens)*	*Colossoma bidens* (Spix in Agassiz, 1829)
1	*Rhaphiodon vulpinus* Agass. *(Cynodon vulpinus)*	*Rhaphiodon vulpinus* Agassiz, 1829
1	*Rhaphiodon gibbus* Agass. *(Cynodon gibbus)*	*Cynodon gibbus* Spix in Agassiz, 1829
1	*Xiphostoma Cuvieri* Spix *(Xiphostoma Cuvieri)*	*Boulengerella cuvieri* Spix in Agassiz, 1829
2	*Saurus longirostris* Spix *(Saurus longirostris)*	*Synodus foetens* (Linnaeus, 1766)
1	*Saurus intermedius* Spix *(Saurus intermedius)*	*Synodus intermedius* (Spix in Agassiz, 1829)
2	*Saurus truncatus* Spix *(Saurus truncatus)*	*Trachinocephalus myops* (Forster, 1801)
1	*Rhombus ocellatus* Agass. *(Rhombus ocellatus)*	*Bothus ocellatus* (Agassiz, 1829)
2	*Rhombus soleaeformis* Cuv. in litt. *(Rhombus soleaeformis)*	*Syacium papillosum* (Linnaeus, 1758)
2	*Solea brasiliensis* Cuv. in litt. *(Solea brasiliensis)*	*Achirus* spec.
pl.	*Monochir maculipennis* Agass. *(Monochir maculipennis)*	*Achirus achirus* (Linnaeus, 1758)
1	*Plagusia brasiliensis* Cuv. in litt. *(Plagusia brasiliensis)*	*Symphurus plagusia* (Schneider in Bloch, 1801)
1	*Gymnothorax rostratus* Agass. *(Gymnothorax rostratus)*	*Gymnothorax moringa* (Cuvier, 1829)
2	*Gymnothorax ocellatus* Agass. *(Gymnothoras ocellatus)*	*Siderea ocellata* (Agassiz, 1829)
1	*Anarrhichas Leopardus* Agass. *(Anarrichas Leopardus)*	*Lepophidium* spec.
1	*Labrus crassus* Agass. *(Labrus crassus)*	*Labrus* spec.
1	*Julis dimidiatus* Agass. *(Julis dimidiatus)*	*Halichoeres cyanocephalus* (Bloch, 1791)
2	*Xyrichthys uniocellatus* Cuv. in litt. *(Xyrichthys uniocellatus)*	*Hemipteronotus* spec.

pl.	*Scarus frondosus* Cuv. in litt. *(Scarus frondosus)*	*Sparisoma viride* (Bonnaterre, 1788)
2	*Cychla labrina* Spix *(Cichla labrina)*	*Crenicichla saxatilis* (Linnaeus, 1758)
1	*Cychla Monoculus* Spix *(Cichla Monoculus)*	*Cichla ocellaris* Schneider in Bloch, 1801
1	*Cybium maculatum* Cuv. *(Cybium maculatum)*	*Scomberomorus maculatus* (Mitchill, 1815)
pl.	*Micropteryx cosmopolita* Agass. *(Mycropteryx Cosmopolita)*	*Chloroscombrus chrysurus* (Linnaeus, 1766)
1	*Caranx latus* Agass. *(Caranx latus)*	*Caranx latus* Agassiz, 1829
1	*Caranx lepturus* Agass. *(Caranx lepturus)*	*Caranx crysos* (Mitchill, 1815)
1	*Caranx macrophthalmus* Agass. *(Caranx macrophthalmus)*	*Selar crumenophthalmus* (Bloch, 1793)
2	*Caranx punctatus* Agass. *(Caranx punctatus)*	*Decapterus punctatus* (Agassiz, 1829)
pl.	*Argyreiosus Vomer* Cuv. *(Argyreiosus Vomer)*	*Selene vomer* (Linnaeus, 1758)
1	*Vomer Brownii* Cuv. *(Vomer Brownii)*	*Vomer setapinnis* (Mitchill, 1815)
1	*Coryphaena immaculata* Spix *(Coryphaena immaculata)*	*Coryphaena hippurus* Linnaeus, 1758
pl.	*Ephippus Gigas* Cuv. *(Ephippus Gigas)*	*Chaetodipterus faber* (Broussonet, 1782)
2	*Gerres lineatus* Cuv. *(Gerres lineatus)*	*Eugerres brasilianus* (Cuvier, 1830)
2	*Pagrus argyrops* Cuv. *(Pagrus argyrops)*	*Calamus penna* (Valenciennes, 1830)
pl.	*Mesoprion uninotatus* Cuv. *(Mesoprion uninotatus)*	*Lutjanus synagris* (Linnaeus, 1758)
2	*Mesoprion aurovittatus* Agass. *(Mesoprion aurovittatus)*	*Etelis oculatus* (Valenciennes, 1828)
1	*Corniger spinosus* Agass. *(Corniger spinosus)*	*Corniger spinosus* Agassiz, 1829
pl.	*Uranoscopus occidentalis* Agass. *(Uranoscopus occidentalis)*	*Astroscopus* spec.
1	*Corvina adusta* Agass. *(Sciaena adusta)*	*Ophioscion adustus* (Agassiz, 1829)
1	*Pachyurus squamipennis* Agass. *(Pachyurus squamipennis)*	*Pachyurus squamipennis* Agassiz, 1829
1	*Lobotes ocellatus* Cuv. in litt. *(Lobotes ocellatus)*	*Astronotus ocellatus* (Cuvier, 1829)
1	*Haemulon canna* Cuv. in litt. *(Haemulon Canna)*	*Haemulon parrai* (Desmarest, 1823)
2	*Haemulon Schrankii* Agass. *(Haemulon Schrankii)*	? *Haemulon sciurus* (Shaw, 1803
2	*Batrachus punctatus* Cuv. in litt. *(Batrachus punctulatus)*	*Halobatrachus didactylus* (Schneider in Bloch, 1801)
2	*Mugil brasiliensis* Spix *(Mugil brasiliensis)*	*Mugil brasiliensis* Spix in Agassiz, 1829
1	*Atherina taeniata* Spix *(Atherina taeniata)*	? *Atherinomorus stipes* (Müller & Troschel, 1848)

1 *Atherina macrophthalma* Spix
(Atherina macrophthalma)
1 *Alutera punctata* Cuv. in litt.
(Alutera punctata)

Xenomelaniris brasiliensis
(Quoy & Gaimard, 1824)
Alutera monoceros (Linnaeus, 1758)

Im 2. Weltkrieg, in der Nacht vom 24. auf den 25. April 1944, ist bei einem Fliegerangriff die gesamte, zur Auslagerung bereits verpackte Fischkollektion der Zoologischen Staatssammlung in den Erdgeschoßräumen des Wilhelminums, Neuhauser Straße 51, vernichtet worden.

Nachtrag: Bei der Vorbereitung einer Ausstellung über Louis Agassiz im Musée d'histoire naturelle in Neuchâtel/Schweiz (5. März–30. Oktober 1983) wurden dort Fische der Brasilien-Expedition gefunden, die v. Martius an L. Agassiz übergeben hatte. Es handelt sich dabei um Vertreter der folgenden Arten (Ch. Dufour, 1982, in litt.):

Hemicetopsis candiru (Spix in Agassiz, 1829)
Sorubimichthys planiceps (Agassiz, 1829)
Anchoa tricolor (Agassiz, 1829)
Mylossoma aureum Agassiz, 1829
Monochir maculipennis Agassiz, 1829
Gymnothorax rostratus Agassiz, 1829
Gymnothorax ocellatus Agassiz, 1829
Julis dimidiatus Agassiz, 1829
Caranx punctatus Agassiz, 1829
Uranoscopus occidentalis Agassiz, 1829
Corvina adusta Agassiz, 1829

Das Material stammt aus der „Collection Agassiz", die 1833 vom Museum in Neuchâtel aufgekauft worden war.

Anschrift des Autors:
Dr. Fritz Terofal,
Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Straße 1b, D-8000 München 19

PSOPHIA leucoptera.

Tab: LXXXIV.

SPIXIANA	Supplement 9	319–415	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Spix and Wagler type specimens of reptiles and amphibians in the Natural History Musea in Munich (Germany) and Leiden (The Netherlands)

By

Marinus S. Hoogmoed

Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden

and

Ulrich Gruber

Zoologische Staatssammlung München

Abstract

An evaluation of the existing SPIX/WAGLER type material in the museums in Munich and Leiden is given. It transpired that a considerable part of the type material, which was thought to have been destroyed during the second world war, is still extant. The material is described briefly, its present taxonomic status is discussed and, where necessary, lectotypes are selected. Arising from this survey a number of nomenclatural changes are necessary. *Natrix cinnamomea* Wagler is here considered a species incertae sedis, possibly a species of *Pseutes,* which contrasts with the current opinion that this is a species of *Chironius*. *Bothrops Megaera* Wagler and *B. leucurus* Wagler are considered conspecific and should be known under the name *B. leucurus* Wagler. Both *B. Furia* Wagler and *B. tessellatus* Wagler are synonyms of *B. atrox* (L.). *B. taeniatus* Wagler is identical with *B. castelnaudi* Duméril & Bibron, and the species subsequently has to be called *B. taeniatus* Wagler. *Leptotyphlops tenella* Klauber is synonymised with *L. albifrons* Wagler. *Emys cayennensis* Schweigger is considered a synonym of *Podocnemis expansa* (Schweigger). *E. Tracaxa* Spix and *E. macrocephala* Spix are conspecific and should be correctly called *Peltocephalus tracaxa* (Spix.). *Podocnemis unifilis* Troschel and *E. dumeriliana* Schweigger are identical; in order to preserve stability suppression of *E. dumeriliana* and maintenance of *P. unifilis* as the valid name for the taxon is suggested (the opinion concerning the complex *Podocnemis/Peltocephalus* has to be revised again according to a recent telephone and letter information of P. C. H. PRITCHARD; see footnote page 342). *Rana mystacea* Spix contained two species, *Leptodactylus mystaceus* (recently incorrectly named *L. amazonicus* Heyer) and *L. spixii* Heyer, recently described. *Rana binotata* Spix and *Hyla abbreviata* Spix are considered conspecific. WAGLER (1830 b), acting as first revisor, used the name *Enydrobius abbreviatus* for this taxon which is currently known as *Eleutherodactylus binotatus*. The Commission will be requested to give *R. binotata* precedence over *H. abbreviata*. *Hyla cinerascens* Spix is identical with *H. granosa* Boulenger and would have priority. It is suggested that *H. cinerascens* be suppressed. *Hyla nebulosa* Spix is identical with *Ololygon egleri* Lutz and has priority, we suggest that this taxon henceforth be known as *O. nebulosa* (Spix). The four taxa of the *Bufo typhonius* group described by Spix (*B. naricus* Spix, *B. nasutus* Schneider, *B. acutirostris* Spix and *B. proboscideus* Spix) are treated here as separate taxa, awaiting further study of this group. MEDEM's efforts to reintroduce the specific name *sclerops* for the species widely known as *Caiman crocodilus* are refuted on the basis of type material and misinterpretation of the Rules of Nomenclature. The synonymisation of *Anolis violaceus* Spix with *A. punctatus* Daudin and that of *Gecko (Lophyrus) crucifer* Spix with *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnès) are doubted, but because of lack of type material no further action is taken. Brazilian authors are followed in using the name *Mabuya bistriata* (Spix) for Amazonian skinks, where as *Scincus nigropunctatus* Spix is considered *Mabuya spec. Seps fragilis* Raddi has priority over *Pygopus striatus* Spix, but as this name change would upset a long established name, it is suggested to suppress *Seps fragilis*.

Introduction

The books by Spix (1824, 1825) and Wagler (1824) on, respectively, turtles and frogs, caimans and lizards and on snakes formed, together with Wied's (1820, 1821, 1825, 1822–31) books on the natural history of Brazil, the basis for the study of the Brazilian herpetofauna for many years. Although the books purportedly only described new species, they included many species that had been described earlier. In some cases this apparently was known to the authors, because they cite earlier references, in other cases they described as new species individual variations or species already known to science. This was probably due to the fact that Spix was not a specialist in the study of reptiles and amphibians and was not abreast of the current literature. It also may explain his descriptions of individual variations as new taxa. The fact that Spix was in bad health and knew he had not much longer to live (Tiefenbacher, 1982) possibly accounts for the hasty and in places careless descriptions. Anyhow, a substantial part of the descriptions (slightly more than 50% for frogs, lizards and snakes, about 25% for turtles and caimans) were based on new taxa which currently are still recognised (table 1).

Table 1

Author	Snakes	Lizards	Amphisbaenians	Caiman	Turtles	Frogs	Caecilians
Wagler, 1824	39(35)	---	3(3)	---	---	---	1(1)
Spix, 1824	---	---	---	---	18(17)	55(51)	---
Spix, 1825	---	38(34)	---	4(4)	---	---	---
Jan, 1859	28(7)	---	---	---	---	---	---
Peters, 1873a	---	---	---	---	---	30(15)	---
Peters, 1877	---	23(10)	---	---	---	---	---
Vanzolini, 1981a	34(16)	24(14)	3(2)	4(1)	13(4)	30(18)	1(0)
present paper	34+?1 (18)	25(14)	3(2)	4(1)	14(4)	37+1 (22)	1(0)

The material on which Spix (1824, 1825) and Wagler (1824) reported was collected by Spix himself, accompanied by the botanist C.F.P. Martius during a three year collecting trip to Brazil (Papavero, 1971; Tiefenbacher, 1982; Vanzolini, 1981 a).

History

After his return from Brazil in 1820, Spix started to work on the collections of animals, in order to publish the results as soon as possible. Between 1823 and 1825 he published volumes on monkeys and bats (1823), turtles and frogs (1824), birds (1824–25), caimans and lizards (1825), whereas several other volumes were written by others, using his notes: snakes (1824), fresh-water shells (1827), fishes (1829–31) and arthropods (1836). Most of these latter books were published after Spix's death in 1826. The material on which these books are based was deposited in the natural history collections of the Royal Bavarian Academy of Sciences. In October 1824 the Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden (RMNH) exchanged mammals, at least two birds, lizards, frogs and insects with the Munich museum (ZSMH), as is evidenced by letters in the archives of the RMNH. Most of this material is still in the collections of the RMNH, in good condition. Boié (1826) commented upon Spix's (1825) book on crocodiles and lizards, at the same time indicating which species the Leiden Museum had obtained from Munich. Most material still could be located in Leiden, but no trace (either in the collections, or in the catalogue) could be found of *Tejus ameiva, T. lateristriga* and *T. ocellifer.* They probably have been exchanged, being considered "double", before the system of numbering and cataloguing specimens was started in the Leiden Museum (probably after 1872).

In 1827 some reorganisations took place in Munich, as a consequence of which the natural history collections were declared "independant", but with the main purpose to serve as a tool in teaching at the University. According to L. Müller (letter to Stejneger, 1931), in this period "war unser Museum

über 30 Jahre lang ein Annex des Zoologischen Instituts und kam unter den Ordinarien desselben ganz herunter". In the same letter MÜLLER comments upon the condition of some of the SPIX specimens: "Die beiden Cotypen von *Hyla ranoides* Spix und der Holotypus von *Hyla stercoracea* Spix sind in einem so schlechten Zustand, daß ich mir kein Urteil über ihre Artzugehörigkeit erlauben kann... Die Exemplare waren in zu schwachem Alkohol erst stark mazeriert und sind dann offenbar auch in halb ausgetrockneten Gläsern aufbewahrt gewesen. Die Muskulatur ist zum Teil aufgelöst, so daß die Haut in zahlreichen Falten zusammengeschrumpft ist; die Epidermis ist derart mazeriert, daß von einer Hautstruktur nichts mehr zu erkennen ist... Viele Spix'sche Typen sind in sehr schlechtem Zustande, einige, die noch W. PETERS in Händen hatte, sind nicht mehr vorhanden." From these sad remarks it is clear that the material collected by SPIX and MARTIUS was put to a harsh test during the first 100 years of its stay in Munich, though this is not very clear from the studies by PETERS (1862 a, 1862 b, 1873 a, 1877) and JAN (1859). PETERS (1873 a) described the collection as well preserved, with partly faded colours, after 50 years in preservative, although he stated that several specimens appeared to have been partly dried out and that several had been badly preserved from the start. This would indicate that the events as described by L. MÜLLER took place between 1820 and 1872, whereas part of the material was lost during the last quarter of the nineteenth century. MÜLLER's remark that "Die SPIX'schen Typen waren zum Teil wohl bereits durch SPIX schlecht präpariert" does agree with PETERS' remarks, but certainly is not applicable to the RMNH material, which is in good condition, though faded.

Towards the end of the twenties of the present century, the Munich collections of natural history were separated from the University institutions and subsequently formed an independent Museum of Natural History in the centre of Munich. During this period the zoological collections as a whole and particularly the herpetological ones under the care of L. MÜLLER developed and prospered. This period rudely came to an end by the outbreak of World War II, and the worst ordeal for the Spix collection was to come. As a precation against war damage, in early 1944, a large part of the scientific material of the State Zoological Collections in the socalled "Old Academy" had already been moved to places outside Munich. The collections of fish and that of crocodilian skeletons and skulls were packed ready for removal, when during the night of 24/25 of April 1944 a bombing-raid destroyed the entire museum completely with firebombs (also see LUTZ, 1973: 26). The entire fish collection and most of the crocodilian skeletons and skulls were burnt. But also the herpetological material already stored elsewhere, would not survive the war undamaged. It was stored in several cellar-rooms of the big brewery restaurant Heide-Volm in Planegg, south of Munich. On one of the last days of the war, April 11, 1945, a small demolition bomb fell through an airduct into one of the rooms and destroyed one third of the herpetological collection, including most of the chelonians, the mediterranean island lizards, a large part of the amphibians and parts of the SPIX collections. It was to the credit of L. MÜLLER and of the lepidopterologist W. FORSTER, who estimated the damage the next morning and arranged for immediate clearing, that the losses did not become heavier. After the war all shifted zoological collections were again assembled in rooms of the castle of Nymphenburg, which was to serve as a provisional accomodation, but where they remained till the present day. However, a satisfactory solution for the definite housing of the zoological collections in Munich is in sight, because a new building for the Zoologische Staatssammlung München is now under construction. Thus, the Odyssee of the herpetological collections in Munich, and the detrimental effects thereof, finally will come to an end.

After World War II there was a general connotation among herpetologists that all SPIX- and WAGLER-types had been destroyed in Munich (VANZOLINI, 1977; 1981 a) whereas it was not known that at least part of the collection had been safely stored in Leiden for 120 years. Nevertheless, in post-war years several authors studied SPIX/WAGLER-types, but their efforts apparently did not succeed in making clear the fact that a considerable part of those types had escaped destruction. COCHRAN (1955) reported on several of SPIX's frog types, but apparently she saw these during her visit to Munich in October 1938 (W. R. HEYER in litt.; DUELLMAN, 1971b) and part of these were obviously lost during the subsequent years. HELLMICH (1960) reported extensively on part of the lizard types in the SPIX collection, at the same time indicating which specimens had been saved and which had been destroyed. GANS (1961)

commenting upon HELLMICH's (1960) paper wrote: "Since the Munich Museum has apparently saved a number of WAGLER's original types of wide ranging forms that enter the Gran Chaco, it would have been more useful to include a brief redescription than to repeat the 1882 opinions of STRAUCH", but he failed to give more details on the type specimens. GANS (1967) in his check list of amphisbaenians gave the collection numbers of the types of *Leposternon microcephalum* Wagler and of *Amphisbaena vermicularis* Wagler, without comment. HOGE (1964a, b) reported that during his visit to the Munich museum in 1957 he could not find the type specimens of *Natrix cinnamomea* Wagler and *N. sexcarinata* Wagler, nor that of *N. scurrulus* Wagler (HOGE & MARANHÃO NINA, 1964). VANZOLINI (1977: 35), in commenting upon SPIX's book on Brazilian lizards, says that a large part of the lizard types was destroyed in Munich during World War II. Recently (VANZOLINI, 1981a: XXVII) he briefly mentioned the new discovery of type material in Munich and Leiden.

The publication of the books by SPIX (1824, 1825) and WAGLER (1824) produced quite a flow of comments by contemporary writers (BOIE, 1826; FITZINGER, 1826b, 1827; KAUP, 1825, 1827, 1828; WIED, 1822–31), which again caused reactions by SPIX (1826) and WAGLER (1827, 1828a). These comments mainly served to synonymise several nominal species and also to state the respective authors' view on taxonomy. The papers published since 1859 by several authors who studied the SPIX/WAGLER types themselves commenting upon their classification are more important.

JAN (1859) borrowed the snake collection from Munich and received the specimens, with the exception of *Ophis Merremii* Wagler which for unknown reasons was not among the collection, together with the original labels written by (?) WAGLER. Though WAGLER (1824) treated *Amphisbaena oxyura* Wagler, *A. vermicularis* Wagler, *Leposternon Microcephalus* Wagler and *Caecilia annulata* Wagler together with the snakes, JAN (1859) for obvious reasons did not include them in his study. PETERS (1862a, 1873a) studied the frogs described by SPIX, but did not include *C. annulata* in his studies. PETERS (1862 a) in his revision of the genus *Hemiphractus,* commented upon *Rana scutata* Spix, redescribed it and provided excellent illustrations of the type specimen. In 1872 (PETERS, 1873 a) he studied the entire frog collection ("Hr. v. Siebold... hat mir sämtliche Originalexemplare aus der Sammlung von Spix zur Untersuchung zugeschickt"), which at that time seemed to be in fair condition. SPIX (1824) only exceptionally mentioned how many specimens of each nominal frog species he had at his disposal. As a considerable part of the material has now disappeared, it is important to try and ascertain how many specimens originally constituted SPIX's type series. PETERS' (1873a) paper seems to offer an answer to this question. In 23 cases SPIX (1824) mentioned the number of specimens at his disposal or said he had 'several', in 32 cases he does not mention the number. When comparing the numbers received and studied by PETERS (1873a) with those mentioned by SPIX (1824), it soon becomes clear that there is a certain pattern to be discerned. Out of the 32 times SPIX did not mention a number, PETERS (1873a) received only one specimen in 29 cases, in two instances *(Hyla nebulosa* Spix, *Rana megastoma* Spix) he received two specimens and one instance *(Hyla bicolor* [Boddaert]), PETERS did not mention a number either. Therefore, we believe it safe to assume that SPIX (1824) only had one specimen available in all cases where he did not expressly state the number of specimens. In 28 of these descriptions (32 minus *R. megastoma, Hyla nebulosa, H. variolosa* Spix (see below) and *H. bicolor)* the entire type material apparently consisted of one specimen only, which thus automatically is the holotype. Unfortunately most of these were lost, but in the cases of *R. binotata* Spix, *H. affinis* Spix, *Bufo ephippium* Spix, *B. semilineatus* Spix, *B. acutirostris* Spix and *B. proboscideus* Spix the holotypes still exist. In several cases *(Rana pachypus* variet. 1 and 2, *Bufo ephippifer)* it was possible to decide from indications in his text that SPIX most probably only had one specimen and this was corroborated by PETERS (1873a) only receiving one. In another case *(R. scutata)* additional information about the SPIX type material was provided by WAGLER (1828a) and this data has been considered as being 'original' SPIX data. No reasoning as for the frogs can be applied either to the snakes or the lizards, because JAN (1859), studying the snakes, and PETERS (1877) studying the lizards did not mention the number of specimens in the collection they examined. SPIX (1825) and WAGLER (1824) in many instances did not explicitly state the number of specimens seen by them, or actually, in the case of WAGLER, contradicted themselves in the

French and Latin parts of the book. In most of these cases we have to assume that the descriptions were based on a series of syntypes, from which a lectotype may by selected.

In the present paper we do not elaborate on type localities, because these have been dealt with quite adequately by VANZOLINI (1981a). We here use the names as SPIX and WAGLER did, not correcting them for those currently used in Brazil.

Material

The species will be dealt with in the sequence in which they appear in the pages of WAGLER (1824) and SPIX (1824, 1825). They will be listed under their currently valid names. No elaborate synonymies are given here, because they are provided by PETERS & DONSO-BARROS (1970), PETERS & OREJAS MIRANDA (1970) and WERMUTH & MERTENS (1977) for the reptiles. Literature for amphibians is more dispersed and no comparable reviews are available, though NIEDEN (1923, 1926), GORHAM (1966) and DUELLMAN (1977) together come close. Only synonyms directly related to the original SPIX material, as indicated by comments on the works by SPIX (1825, 1826) and WAGLER (1824) or from important papers dealing with Brazilian herpetology or recent revisions, are cited. References to classic works like DUMÉRIL & BIBRON (1835, 1836, 1837, 1839, 1841, 1844), DUMÉRIL et al. (1854a, b) and BOULENGER (1882, 1885a, b, 1887, 1889, 1893, 1894, 1896) are also included, although in some instances this was not possible because the authors did not include references to the SPIX/WAGLER works. For example, DUMÉRIL & BIBRON (1841: 544) were of the opinion that many illustrations and descriptions of amphibians published up to then, were of a very imperfect quality and among these they included a number of SPIX's illustrations of species of *Hyla.* Because SPIX's descriptions did not provide any data on the shape of the tongue, the arrangement of the vomerine teeth etc., DUMÉRIL & BIBRON did not bother to allocate the following species described by SPIX under *Hyla: "Miliaris, Lateristriga, Ranoides, Albopunctata, Affinis, Papillaris, Cinerascens, Coerulea, Stercoracea, Strigilata, Nebulosa, Geographica* and *Abbreviata."*

It seems useful to say something about the labels accompanying the material. Most SPIX specimens are accompanied by old vellum-paper labels with old-fashioned handwriting, most of it WAGLER's. On these labels are listed the WAGLER or SPIX names and the reference to page and plate in the original publication, and, when appropriate, a reference to other author(s) as well. The locality in all instances is only mentioned as "Brasilia", often with the addition "Iter Spixii". All material is also accompanied by recent labels which have the topline printed with "Zoologische Staatssammlung München Nr.". The other information on these labels is handwritten. The locality data on these labels are (much) more elaborate than those on the old parchment labels and in all cases appear to be a transcript of the text in SPIX (1824, 1825) or WAGLER (1824). When comparing data in the old catalogue it is evident that often there is no more information regarding localities than on the old labels ("Brasilien, Spix"). Only in a minority (mostly turtles, frogs, lizards and a few snakes) of these cases more elaborate data are provided, which also seem to have been taken from the original publications. Thus, it appears that detailed locality data were not preserved on the labels, but later were introduced again (possibly by L. MÜLLER) on labels and in the catalogue by comparison with the original publications.

Wagler (1824)
Reptilia
Serpentes

Hydrodynastes b. bicinctus (Hermann)

Elaps Schrankii Wagler, 1824: 1, pl. I; WAGLER, 1830b: 187
Pseudoeryx annulatus – FITZINGER, 1826b: 887 (partly)
Coluber Cuvieri – KAUP, 1827: 624
Erythrolamprus venustissimus – DUMÉRIL et al., 1854a: 1206 (partly)
Xenodon bicinctus – JAN, 1859: 273
Urotheca bicincta – BOULENGER, 1894: 184
Hydrodynastes b. bicinctus – PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 127
Hydrodynastes bicinctus – VANZOLINI, 1981a: XVIII

Material of this species collected by SPIX is no longer available, but identification of the description and the plate does not pose a problem. According to the Munich card index a specimen of *Urotheca bicincta* (Herm.) collected by SPIX was registered as ZSMH 1847/0 and is now, apparently, lost.

Hydrops m. martii (Wagler)

Elaps Martii Wagler, 1824: 3, pl. II fig. 2
Pseudoeryx annulatus – FITZINGER, 1826b: 887 (partly)
Hydrops Martii – WAGLER, 1830b: 170; DUMÉRIL et al., 1854a: 484 (partly); JAN, 1859: 273 (partly)
Homalopsis martii – SCHLEGEL, 1837a: 356 (partly)
Hydrops martii – BOULENGER, 1894: 187; VANZOLINI, 1981a: XVIII
Hydrops m. martii – ROZE, 1957: 69; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 129

At present one SPIX specimen of this species is available (ZSMH 1844/0). Its meristic data are as follows: ♂, V 179, A 1/1, C 73/73 + 1, Sc 17-17-15, s-v length 422 mm, tail length 127 mm, head length 16.1 mm, max. teeth 15 + 2, agreeing fairly well with the original description. There are 62 transverse bands on the left side of the body, 65 on the right and 24 on each side of the tail. These counts agree with those given by WAGLER (1830b: 170). The drawing is generalised, in that the transverse bands in the specimen are not as regular as illustrated. The light spot on the upper lip is not under the eye as depicted, but just posterior of it. The specimen has been drawn approximately life size. WAGLER's (1824) description is slightly ambiguous in the Latin text as to the number of specimens seen, as he mentions two different subcaudal counts ("caudalia 74 seu 76"), however, the French text leaves no doubt that there was only one specimen available. We therefore interpret the two subcaudal values as counts of the same specimen and that WAGLER was not certain about the exact number. Consequently ZSMH 1844/0 from Rio Itapicurú, Maranhão, Brazil is the holotype of *Elaps Martii* Wagler, 1824.

Hydrops t. triangularis (Wagler)

Elaps triangularis Wagler, 1824: 5, pl. IIa right hand figure.
Pseudoeryx annulatus – FITZINGER, 1826b: 888 (partly)
Hydrops triangularis – WAGLER, 1830b: 170; BOULENGER, 1894: 187; VANZOLINI, 1981a: XVIII
Hydrops Martii – DUMÉRIL et al., 1854a: 484 (partly); JAN, 1859: 273 (partly)
Hydrops t. triangularis – ROZE, 1957: 74; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 130

The description of this snake was based on a single specimen (WAGLER, 1824: 6). In the ZSMH two specimens of this species are present, said to originate from Ega, lake Tefé, Rio Solimõens, Amazonas, Brazil and having been collected by SPIX. ZSMH 1846/0 agrees very well with WAGLER's description. Its meristic data are as follows: ♂, V 158, A 1/1, C 62/62 + 1, Sc 15-15-15, s-v length 484 mm, tail length 127 mm, head length 17.4 mm, max. teeth 14. Differences in scale counts can be explained by the different methods of counting used by WAGLER (starting at chin-shields) and us (Dowling-method). This specimen apparently has been depicted natural size, the coils are rather faithfully reproduced. We consider the specimen the holotype of *Elaps triangularis* Wagler, 1824.

The other specimen (ZSMH 1845/0) does not agree with the description (♀, V 163, A 1/1, C 40/40 + 1, Sc 15-15-15, s-v length 504 mm, tail length 80 mm, head length 17.4 mm, max. teeth 13) or the plate, and though it is provided with a label in WAGLER's (?) handwriting (as is ZSMH 1846/0) we do not accept this specimen as belonging to the type series, as WAGLER (1824: 6) expressly stated he only saw a single specimen ("je n'en ai vu qu'un seul exemplaire dans la riche collection Brésilienne du Musée royal de Munic").

Erythrolamprus aesculapii venustissimus (Wied)

Elaps venustissimus – WAGLER, 1824: 6, pl. IIa left hand figure.
Coluber venustissimus – WIED, 1825: 386; WIED, 1831: pl. 39
Duberria venustissima – FITZINGER, 1826b: 888

Coluber agilis – KAUP, 1827: 624
Erythrolamprus venustissimus – WAGLER, 1830b: 187; DUMÉRIL et al., 1854a: 851 (partly); JAN, 1859: 273
Coronella venustissima – SCHLEGEL, 1837a: 53 (partly)
Erythrolamprus aesculapii – BOULENGER, 1896: 200 (var. B)
Erythrolamprus aesculapii venustissimus – PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 112; VANZOLINI, 1981a: XVIII

Although WAGLER's (1824) book allegedly only dealt with new species of snakes, the author states that this species was described earlier by WIED (1821). The description presented was based on a dry (= ? stuffed) specimen, which apparently was lost. There is no mention of this species in the old catalogue of the Munich museum.

Tantilla m. melanocephala (L.)

Elaps melanocephalus Wagler, 1824: 8, pl. IIb fig. 1
Duberria melanocephala – FITZINGER, 1826b: 888
Cloelia melanocephala – WAGLER, 1830b: 187 (by inference)
Calamaria melanocephala – SCHLEGEL, 1837a: 38
Enicognathus melanocephalus – DUMÉRIL et al., 1854a: 330
Homalocranium melanocephalus – DUMÉRIL et al., 1854a: 859; JAN, 1859: 273; BOULENGER, 1896: 215
Tantilla m. melanocephala – PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 295
Tantilla melanocephala – VANZOLINI et al., 1980: 51, VANZOLINI, 1981a: XVIII

WAGLER (1824) in the Latin text expressly states that this species resembles LINNAEUS' *Coluber melanocephalus* very closely, but that it is, nevertheless, a distinct species. *Elaps melanocephalus* Wagler, 1824 is to be considered an original name, constituting a junior secondary homonym of *C. melanocephalus* L.

WAGLER (1824) examined a total of three specimens. Two of these syntypes (ZSMH 2173/0 from Rio Solimõens, Amazonas, Brazil) are still present in Munich, though the old catalogue only lists one specimen under this number. ZSMH 2173/0 contains one male "A" (V ?139, A 1/1, C ?, Sc 15-15-13, s-v length 203 mm, tail length 27 + ... mm, head length 7.7 mm) and one female "B" (V 139, A 1/1, C 31/31 + 1, Sc 15-15-15, s-v length 182 mm, tail length 34 mm, head length 8.0 mm). The male agrees well with the plate, having a transverse, white line posteriorly of the black area covering the head and two light parietal spots. We here select ♂ ZSMH 2173/0 A (with damaged venter and broken tail) as the lectotype of *Elaps melanocephalus* Wagler, 1824; ♀ ZSMH 2173/0 B thus automatically becomes a paralectotype.

Micrurus l. langsdorffi (Wagler)

Elaps Langsdorffi Wagler, 1824: 10, pl. II fig 1; KAUP, 1825: 593; FITZINGER, 1826b: 889; WAGLER, 1830b: 193; JAN, 1859: 273; JAN, 1863b: 114
Elaps corallinus – SCHLEGEL, 1837a: 440 (partly)
Elaps langsdorffii – BOULENGER, 1896: 416
Micrurus l. langsdorffi – PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 211; HOGE & ROMANO-HOGE, 1981b: 398
Micrurus langsdorffi – VANZOLINI, 1981a: XVIII

The description does not state how many specimens were available. In the French text it is said that it is "assez rare". BOULENGER (1896: 416) thanks Prof. HERTWIG for the opportunity "to examine the type specimen (♂) from the R. Japura, preserved in the Museum of Munich". The only specimen available at present is ZSMH 2250/0 from the Rio Japurá, Brazil, which is indicated as "Typus". It agrees rather well with the description (♀, V 205, A 1/1, C 45/45 + 1, Sc 15-15-15, s-v length 613 mm, tail length 100 mm, head length 17.7 mm, max. teeth 1) and the drawing, in which the head is natural size but the tail is smaller; the transverse bands on the belly are no longer recognisable. It is not possible to count transverse light bands on the back, because they are very indistinct, often consisting of a few light scales only. The general state of the specimen is fairly good. In the light of BOULENGER's statement that he saw

a male, and considering the fact that ZSMH 2250/0 is a female, we might conclude that originally there were at least two syntypes and consequently we designate ZSMH 2250/0 as the lectotype of *Elaps Langsdorffi* Wagler, 1824.

Oxybelis aeneus (Wagler)

Dryinus aeneus Wagler, 1824: 12, pl. III; FITZINGER, 1826b: 890
Oxybelis aeneus – WAGLER, 1830b: 183; DUMÉRIL et al., 1854a: 819; JAN, 1859: 273; MÜLLER, 1927: 300; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 227; KEISER, 1974: 9; VANZOLINI et al. 1980: 39; VANZOLINI, 1981a: XVIII
Dryiophys aurata – SCHLEGEL, 1837a: 255
Oxybelis acuminatus – BOULENGER, 1896: 192

From the description it is not clear how many specimens were seen by WAGLER. A single female specimen from Ega, Solimões, Brazil (ZSMH 2645/0) is present in the Munich collection. The specimen is in good condition, agrees (V 199, A 1/1, C 173/173 + 1, Sc 17-17-13, s-v length 723 mm, tail length 491 mm, head length 23.7 mm, max. teeth ± 18 + 2) fairly well with the description and drawing and is here selected as lectotype of *Dryinus aeneus* Wagler, 1824. Thus, ZSMH 2645/0 is not the holotype, as stated by KEISER (1974), because it is by no means certain that WAGLER only had one specimen available.

Liophis miliaris (L.)

Natrix Chiametla Wagler, 1824: 14, pl. IIb fig. 2
Coluber miliaris – WAGLER, 1824: errata; FITZINGER, 1826b: 891 (partly); WAGLER, 1830b: 188
Coluber Merremii – FITZINGER, 1826b: 891 (partly)
Coronella Merremii – SCHLEGEL, 1837a: 58
Liophis Merremii – DUMÉRIL et al., 1854a: 708 (partly); JAN, 1859: 273
Rhadinea merremii – BOULENGER, 1894: 168
Liophis miliaris – PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 178; VANZOLINI, 1981a: XVIII

Since the name *Chiametla* had previously been coined for this species by SHAW (1802), as indicated by WAGLER, this again does not constitute a description of a new species.

According to WAGLER (1824) this species was very common in the forests of Bahia, and his description was based on two specimens. On the sheet of errata following the main body of the text, WAGLER (1824) states that *N. Chiametla* is identical to *Coluber miliaris* L., an opinion shared by most later authors. In the Munich collection no snakes are associated with the name „*Natrix Chiametla*". However, ZSMH 1865/0 consists of two females of *L. miliaris* from Brazil, collected by SPIX and having the following meristic data (respectively A and B): V 147, 156, A 1/1, C 51/51 + 1, 55/55 + 1, Sc 17-17-15, s-v length 550 mm, 497 mm, tail length 123 mm, 117 mm, head length 25.4 mm, 21.2 mm, max. teeth 16 + 2, 19 + 2. These data come very close to the data provided by WAGLER (1824) in his description of *N. Chiametla* and we therefore assume these specimens to constitute the original series of *N. Chiametla* sensu WAGLER. ZSMH 1865/0 A, the largest specimen, most probably was the one depicted in pl. IIb fig. 2, as it agrees closely with the plate in size, posture, scalation and pattern.

Leimadophis typhlus (L.)

Natrix G. Forsteri Wagler 1824: 16; FITZINGER, 1826b: 891
Natrix Forsteri Wagler, 1824: pl. IV fig. 1; WAGLER, 1830b: 188
Liophis Merremii – DUMÉRIL et al., 1854a: 708 (partly)
Liophis cobella – JAN, 1859: 273
Liophis typhlus – BOULENGER, 1894: 136; DIXON, 1980: 16
Leimadophis typhlus forsteri – PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 150
Dromicus typhlus – VANZOLINI, 1981a: XVIII

The description was based on a single specimen, which is still present in Munich (ZSMH 1768/0). The holotype of both *N. G. Forsteri* Wagler, 1824 and *N. Forsteri* Wagler, 1824 (♀) from Bahia, Bra-

zil is in good condition and has the following meristic data: V 166, A 1/1, C 58/58 + 1, Sc 19-19-15, s-v length 477 m, tail length 114 mm, head length 23.6 mm, max. teeth 15 + 2.

Because of the confused status of the species belonging to the genera *Liophis, Leimadophis, Dromicus* and *Lygophis,* we here accept a conventional view, until the matter of generic allocation has been sorted out completely (Dixon, 1980).

Leimadophis melanostigma (Wagler)

Natrix melanostigma Wagler, 1824: 17, pl. IV fig. 2; Fitzinger, 1826b: 892
Dromicus melanostigma – Jan, 1863b: 66; Jan & Sordelli, 1867: 4, livr. 24, pl. V fig. 3; Vanzolini, 1981a: XVIII
Liophis melanostigma – Boulenger, 1894: 142
Leimadophis melanostigma – Peters & Orejas Miranda, 1970: 144
"incertae sedis *melanostigma*" – Dixon, 1980: 11

From the description it could be deduced that Wagler (1824) had two syntypes ("caudalia 101 et 102"), through this phrase also might indicate that one specimen had different subcaudal counts on left and right hand side. We assume Wagler dealt with a series of syntypes and consequently the single specimen present in the Munich collection (♂, ZSMH 199/0, V 155, A 1/1, C 100/100 + terminal scale missing, Sc 17-17-17, s-v length 474 mm, tail length 242 + ... mm, head length 18.8 mm, max. teeth 23 + 2) is selected as lectotype of *Natrix melanostigma* Wagler, 1824. The specimen is in good condition and the colour description provided by Wagler (1824) can be augmented as follows: upper lip white, separated from colour of upper parts of head by a black line on the upper edge of the supralabials, which continues on the neck and passes into a series of black spots that become increasingly indistinct posteriorly and disappear completely at middle of the body. This specimen also was ably depicted by Jan & Sordelli (1867).

Malpolon m. monspessulanus (Hermann)

Natrix lacertina Wagler, 1824: 18, pl. V; Wagler, 1830b: 179, 189
Malpolon lacertina – Fitzinger, 1826b: 892
Coelopeltis lacertina – Wagler, 1830b: 189
Psammophis lacertina – Schlegel, 1837a: 203 (partly)
Coelopeltis insignitus – Duméril et al., 1854a: 1130 (partly); Jan, 1859: 273
Coelopeltis monspessulana – Boulenger, 1896: 141 (partly)
Malpolon monspessulanus – Mertens & Wermuth, 1960: 184
Malpolon monspessulanum – Vanzolini, 1981a: XVIII

Wagler (1824: 19) gave as type locality for his *N. lacertina* the town of Bahia (now Salvador) in Brazil. In 1830 he transferred it to his genus *Coelopeltis,* stated to occur in Europe and Africa. In a footnote on p. 189 he remarks that *N. lacertina* seems to be very abundant in Spain, in another footnote on p. 179 he corrects the Brazilian locality and says that several snakes were collected in Spain and sent to Munich from Brazil, thus causing the confusion.

There has been no disagreement about the correct interpretation of this description. No type material remains in the Munich collection.

Incertae sedis

Natrix cinnamomea Wagler, 1824: 20, pl. VI fig. 1
Coluber cinnamomea – Fitzinger, 1826b: 892
Herpetodryas sexcarinatus – Wagler, 1830b, 180 (by inference) (partly); Boulenger, 1894: 72 (partly) (with question-mark)
Leptophis cinnamomea – Jan, 1859: 273
Phrynonax fasciatus – Werner, 1898: 207
Chironius cinnamomeus – Peters & Orejas Miranda, 1970: 59; Vanzolini, 1981a: XVIII

The history of this name has been confused. WAGLER (1830b) placed it in the synonymy of his *Herpetodryas sexcarinatus* and in this was followed by BOULENGER (1894). Both FITZINGER (1826b) and JAN (159) accepted *cinnamomea* as a good species. WERNER (1898) considered the specimen he examined in Munich, and which he assumed to be very likely the type of *N. cinnamomea,* despite the differences he noted between it and the description, as identical with *Phrynonax fasciatus* Peters. The specimen apparently seen by WERNER is ZSMH 1679/0 (♂, V 191, A 1, C 125/125 + 1, Sc 17-23-13, s-v length 770 mm, tail length 301 mm, head length 31.7 mm, max. teeth 18), which clearly is *Pseustes poecilonotus polylepis* (Peters) (= *Phrynonax fasciatus* – WERNER). Our data agree sufficiently with that of WERNER (1898) to be certain that we examined the same specimen. WERNER (1898) disregards the differences in counts between those of WAGLER (V 159, A 1/1 [in plate, however, undivided], C 100) and himself, but we are of the opinion that although WAGLER was not always as exact as might be wished, he certainly did not commit such errors, and we therefore are inclined to deny that ZSMH 1679/0 is the holotype of *N. cinnamomea* Wagler, 1824 as assumed by WERNER (1898). According to WIEST (1978) *N. cinnamomea* certainly is not a *Chironius,* considering its elevated number of scale rows at midbody, which can be seen on the plate in WAGLER (1824), and he suggests it might be a *Pseustes,* an opinion we share, although we still think ZSMH 1679/0 is not the specimen that served WAGLER as type. The combination *Chironius cinnamomeus* according to WIEST (1978) has been used incorrectly by several authors (e. g. HOOGMOED, 1979b) for reddish brown specimens of *C. scurrulus* (Wagler).

Unfortunately the holotype of *N. cinnamomea* Wagler, 1824 seems to have been lost prior to 1898, so this problem cannot be solved at this stage. We therefore consider the name *N. cinnamomea* Wagler, 1824 as a nomen dubium.

Oxyrhopus formosus (Wied)

Natrix occipitalis Wagler, 1824: 21, pl. IV fig. 2
Clelia occipitalis – FITZINGER, 1826b: 893
Cloelia occipitalis – WAGLER, 1830b: 187
Lycodon cloelia – SCHLEGEL, 1837a: 114 (partly)
Scytale coronatum – DUMÉRIL et al., 1854a: 999 (partly)
Brachyruton Cloelia – DUMÉRIL et al., 1854a: 1007 (partly)
Brachyryton Clelia – JAN, 1859: 273
Oxyrhopus cloelia – BOULENGER, 1896: 108 (partly)
Oxyrhopus formosus – PETERS & OREJAS MIRANDA, 1970: 232; VANZOLINI, 1981a: XVIII.

One, well preserved specimen (ZSMH 2053/0, ♂, V 188, A 1, C 91/91 + 1, Sc 19-19-15, s-v length 552 mm, tail length 194 mm, head length 18.4 mm, max. teeth 15 + 2) is still present in the Munich collection. As WAGLER (1824) mentions two subcaudal counts ("caudalia 94 et 98") it might be possible that he had more than one specimen before him when describing *N. occipitalis.* We therefore choose to select ZSMH 2053/0 from Rio Solimõens, Amazonas, Brazil as the lectotype of *Natrix occipitalis* Wagler, 1824. The specimen has been depicted approximately natural size, but the head has been drawn very badly: too short and too thick. The specimen has a fairly long, roundly truncate snout and a depressed head. A dark spot covers the head from the anterior level of the eyes backwards and extends onto the neck. The snout in front of the eyes is light. The dorsal scales are dark tipped. There is no discernable trace of transverse bands.

Chironius bicarinatus (Wied)

Natrix bicarinata – WAGLER, 1824: 23, pl. VII
Coluber bicarinatus – WIED, 1825, 284; WIED, 1831: pl. 26
Tyria exoleta – FITZINGER, 1826b: 893 (by inference)
Herpetodrys carinatus – WAGLER, 1830b: 180
Herpetodryas carinatus – SCHLEGEL, 1837a: 175 (partly); DUMÉRIL et al., 1854a: 207 (partly); JAN, 1859: 273 (partly); BOULENGER, 1894: 73 (var. C)
Chironius bicarinatus – PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 59; WIEST, 1978: 79; VANZOLINI, 1981a: XVIII

This is another species of which WAGLER (1824) states that it is identical with a species described by WIED (1820). Of the three specimens WAGLER (1824) apparently had before him („caudalia 137, 140 et 155") only one female, ZSMH 1752/0 (V 154, A 1/1, C 130/130 + (tip missing), Sc 12-12-10, s-v length 723 mm, tail length 402 + mm, head length 26.9 mm) from Rio Solimões, Amazonas, Brazil is still present. This specimen agrees rather well with the plate, and it could be the depicted specimen, although the white vertebral line is not as distinct as in the drawing. When it really was ZSMH 1752/0 that was depicted, the drawing is slightly larger than natural size.

Chironius scurrulus (Wagler)

Natrix Scurrula Wagler, 1824: 24, pl. VIII
Coluber scurrulus – FITZINGER, 1826b: 893 (by inference); WAGLER, 1830b: 180 (by inference)
Coluber pantherinus – SCHLEGEL, 1837a: 143 (partly)
Coryphodon Pantherinus – DUMÉRIL et al., 1854a: 181 (partly)
Herpetodryas carinatus – JAN, 1859: 273 (partly)
Herpetodryas carinatus var. *scurrula* – JAN, 1863b: 80
Herpetodryas fuscus – BOULENGER, 1894: 75 (var. E)
Chironius scurrulus – PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 61; WIEST, 1978: 249; VANZOLINI, 1981a: XVIII

HOGE & MARANHÃO NINA (1964: 74) on the authority of HELLMICH reported the type of this species lost due to the aforementioned war-time bombing of the Munich collection. WIEST (1978: 249) repeated this opinion, although, according to an identification label, he actually saw ZSMH 2628/0, a specimen from SPIX's Brazilian trip. As WAGLER (1824: 26) mentioned that there were several specimens preserved in the Munich collection, we can safely assume that this specimen was one of the syntypes. It certainly is not the specimen figured, which had a complete tail, whereas in ZSMH 2628/0 (♂, V 152, A 1, C 45/45 + ..., Sc 10-10-8, s-v length 1145 mm, tail 330 + ..., max. teeth 36) the tail is broken and the wound neatly healed. Apart from what was stated above, the specimen agrees well with the description and the plate, and is here designated as lectotype of *Natrix Scurrula* Wagler, 1824.

Pseustes s. sulphureus (Wagler)

Natrix sulphurea Wagler, 1824: 26, pl. IX
Coluber sulphureus – FITZINGER, 1826b: 894 (by inference)
Tropidonotus sulphureus – WAGLER, 1830b: 179 (by inference)
Coluber poecilostoma – SCHLEGEL, 1837a: 153
Spilotes poecilostoma – JAN, 1859: 274
Phrynonax sulphureus – BOULENGER, 1894: 19 (var. A).
Phrynonax s. sulphureus – AMARAL, 1930: 306
Pseustes s. sulphureus – BRONGERSMA, 1937: 5; HOGE & ROMANO, 1969: 89; PETERS & OREJAS MIRANDA, 1970: 259
Pseustes sulphureus – VANZOLINI, 1981a: XVIII

From the description it is not clear how many specimens WAGLER (1824) examined, but as he mostly described only one specimen when he had several at this disposition, we consider the only extant specimen (ZSMH 1681/0, ♂, V 208, A 1, C 129/129 + (tip missing), Sc 20-21-12, s-v length 2042 mm, tail length 749 mm, head length 59.2 mm, max. teeth 15) from Brazil as the lectotype of *Natrix sulphurea* Wagler, 1824. The specimen is not very well preserved, it is soft and has lost its epidermis. It agrees well with the description and with the plate, which is about half the natural size.

Incertae sedis or ? *Leimadophis almadensis* (Wagler)

Natrix bahiensis Wagler, 1824: 27; Wagler, 1830b: 179
Natrix Bahiensis WAGLER, 1824: pl. X fig. 2
Coluber Hippocrepis – WAGLER, 1824: errata
Coluber bahiensis – FITZINGER, 1826b: 894

Periops Hippocrepis – WAGLER, 1830b: 189
Periops hippocrepis – WAGLER, 1833: text of pl. XXXI (partly); DUMÉRIL et al., 1854a: 675; JAN, 1859: 274
Coluber hippocrepis – SCHLEGEL, 1837a: 164 (partly); MERTENS & WERMUTH, 1960: 172 (partly, with question-mark); VANZOLINI, 1981a: XVIII
Zamenis hippocrepis – BOULENGER, 1893: 409 (partly)

In the description WAGLER (1824: 28) says that this species is "assez rare" in the surroundings of Bahia (Salvador), and he speaks of "the" specimen after which the description was made, so it is not clear how many specimens originally were available. WAGLER (1830b: 179) corrected the locality for this species to Spain, as he did for several other species *(N. cherseoides, N. ocellata, N. lacertina)* as well.

WAGLER (1824) in the errata put this species in the synonymy of *Coluber hippocrepis* L., in which he was followed by most other authors, though MERTENS & WERMUTH (1960: 172) queried this synonymisation. Only FITZINGER (1826b) firmly denied that *N. bahiensis* Wagler was identical with *C. hippocrepis* L. and quite correctly pointed out the great differences in scale counts between *N. bahiensis* (V 124, A 1, C 105) and *C. hippocrepis* (V 220–258 [ARNOLD et al., 1978]). Moreover, WAGLER (1824) did not mention, or illustrate, the row of small scales separating the eye from the upper labials, a very distinct feature in *C. hippocrepis*. As pointed out before, we do not think WAGLER capable of making such mistakes in scale counts to explain a difference of roughly 100–125 ventrals. The subcaudal count given by WAGLER (1824) falls within the range (77–107) of *C. hippocrepis* (Boulenger, 1893).

Unfortunately no material of this questionable species has been preserved, so it is not possible to settle this matter beyond doubt, but to us there seems to be a certain resemblance to *Leimadophis almadensis* Wagler, which comes from the same region as *bahiensis* and agrees in pattern and in scale-counts (though there are differences). Therefore we prefer not to assign *Natrix bahiensis* Wagler, 1824 to a certain species, considering our doubts and those pointed out by FITZINGER (1826). We certainly think it should not be synonymised with *Coluber hippocrepis* L.

WAGLER (1824: 27) refers to pl. X fig. 1 for a picture of this species, which is not correct, it should be pl. X fig. 2.

Natrix maura (L.)

Natrix cherseoides Wagler, 1824: 29, pl. X fig. 1
Natrix ocellata Wagler, 1824: 32, pl. XI fig. 1
Coluber cherseoides – FITZINGER, 1826b: 895 (by inference)
Coluber ocellatus – FITZINGER, 1826b: 895 (by inference)
Tropidonotus tessellatus – WAGLER, 1830b: 179
Tropidonotus viperinus – SCHLEGEL, 1837a: 325; JAN, 1859: 274; BOULENGER, 1893: 235
Tropidonotus chersoides – DUMÉRIL et al., 1854a: 562
Natrix maura – MERTENS & WERMUTH, 1960: 185; VANZOLINI, 1981a: XVIII

WAGLER (1824) described this species under two different names and in 1830 put them in the synonymy of *T. tessellatus*, after he had discovered they came from Spain. There has been no argument about those two names being synonyms of *N. maura* and we concur with that opinion. Of the original five syntypes of *N. cherseoides* only two remain (ZSMH 2692/0 A, B, ♂♂, V 151, 151, A 1/1, 1/1, C 54, 67, Sc 21-21-17, 20-19-17, s-v length 300 mm, 276 mm, tail length 77 mm, 81 mm, head length 18.5 mm, 16 mm, max. teeth 12, 12). Of these two syntypes, which both do not agree significantly with the illustration of WAGLER (1824: pl. X fig. 1), we select the largest (ZSMH 2692/0 A) as the lectotype of *Natrix cherseoides* Wagler, 1824, ZSMH 2692/0 B automatically becomes a paralectotype. The two specimens of „*Natrix viperinus*" from Spain, collected by SPIX, mentioned in the old catalogue of the Munich museum (ZSMH 1467/0) probably also were syntypes of *N. cherseoides*, but they were lost during World War II. No trace could be found of the holotype of *N. ocellata* Wagler, 1824.

Here again it should be pointed out that WAGLER (1824: 29) erroneously referred to pl. X fig. 2, where it should have been pl. X fig. 1.

Leimadophis almadensis (Wagler)

Natrix almada Wagler, 1824: 30
Natrix almadensis Wagler, 1824: pl. X fig. 3
Coronella almadensis – Fitzinger, 1826b: 895
Liophis Reginae – Wagler, 1830b: 188 (partly)
Liophis Wagleri Jan, 1859: 274 (partly); Jan, 1863a: 297 (partly): Jan, 1863b: 53 (partly); Jan & Sordelli, 1866: 1, livr. 18, pl. III fig. 3
Liophis almadensis – Boulenger, 1894: 134; Dixon, 1980: 4, 17 (partly)
Leimadophis almada – Vanzolini, 1947: 285
Leimadophis almadensis – Peters & Orejas-Miranda, 1970: 142
Dromicus almadensis – Vanzolini, 1981a: XVIII

Wagler (1824) used two names for this taxon: *N. almada* in the description and *N. almadensis* in the caption of the plate. Vanzolini (1947) and Peters & Orejas-Miranda (1970) commented upon these names. We agree with the last two authors that the name *almadensis* has been used most widely and that there is no reason to change this use. Vanzolini (1981a) apparently changed his earlier views and also used *almadensis*. Fitzinger (1826b), who can be regarded the first revisor, used *almadensis* and in our opinion this settles the matter finally.

There is a discrepancy between the Latin and French texts of Wagler (1824). In the former he mentions two ventral counts („scuta abdominalia 140 et 152"), but in the latter he speaks of the single specimen received by Spix from the environs of Almada. At the moment two specimens are present in the Munich collection that qualify as syntypes of *Natrix almadensis* Wagler, 1824, viz., ZSMH 2747/0, an adult male from Brazil, collected by Spix (V 155, A 1/1, C 64/64 + 1, Sc 19-19-17, s-v length 347 mm, tail length 104 mm, head length 16.5 mm, max. teeth 20 + 2), registered as *L. reginae* and allegedly a type of *N. semilineata* Wagler, 1824, and ZSMH 2688/0, a juvenile from Almada, Bahia, Brazil, collected by Spix (V 153, A destroyed, C 65/65 + 1, Sc 18-19-17, s-v length 134 mm, tail length 36 mm, head length 9 mm, max. teeth 19 + 2), agreeing very well with Wagler's pl. X fig. 3.

ZSMH 2747/0 undoubtedly is *L. almadensis*, as proved by its scale counts and pattern. The fact that its scale counts agree fairly well with those in the description of *N. almadensis* lead us to suppose it was an adult syntype for Wagler's description. It does not at all agree with the description and/or picture of *N. semilineata*, the label bearing the remark that it is a type of *N. semilineata* is not an original one, but one written at a later date, so we do not accept this evidence as very important. Hoge, working in Munich, on March 15, 1957 examined this specimen and came to the same conclusion as we did.

Because the juvenile has been depicted by Wagler (1824) we here select ZSMH 2688/0 as lectotype of *Natrix almadensis* Wagler, 1824. The specimen agrees well with the illustration, which is approximately natural size, though its head-pattern is much more distinct than shown. ZSMH 2747/0 becomes a paralectotype of *N. almadensis*. Both specimens also formed part of the syntypes of the composite *Liophis Wagleri* Jan, 1859 and ZSMH 2688/0 was ably depicted by Jan & Sordelli (1866) under that name, and we here select it as lectotype of this name also.

Leimadophis reginae (L.)

Natrix semilineata Wagler, 1824: 33, pl. XI fig. 2
Coluber Reginae – Wagler, 1824: errata; Fitzinger, 1826b: 896
Liophis Reginae – Wagler, 1830b: 188 (partly)
Liophis Wagleri Jan, 1859: 274 (partly); Jan, 1863a: 297 (partly); Jan 1863b: 53 (partly)
Liphis reginae – Boulenger, 1894: 137; Dixon, 1980: 15
Leimadophis reginae – Peters & Orejas-Miranda, 1970: 148
Dromicus reginae – Vanzolini, 1981a: XVIII

Wagler (1824), soon after describing *N. semilineata* recognised that this species was identical to *Coluber Reginae* L. and made the correction in the errata. He was followed by most authors, except Jan (1859, 1863a, b), who combined *N. almadensis* Wagler and *N. semilineata* Wagler into his com-

posite *Liophis Wagleri.* Investigation of the type material present in Munich proved this. Thus, DIXON (1980) incorrectly assigns *L. Wagleri* Jan to the synonymy of *almadensis,* where it should have been assigned in part to both the synonymies of *L. almadensis* and *L. reginae.*

Two specimens of *L. reginae* in the Munich collection qualify as syntypes of *N. semilineata,* viz., ZSMH 1832/0 from Brazil, collected by SPIX and containing a male (A) and a female (B) of which the meristic data are as follows: V 145, 144, A 1/1, C 75/75 + 1, 70/70 + ..., Sc 17-17-15, ?-17-15, s-v length 340 mm, tail length 131 mm, 154 + (tip missing) mm, head length 17.4 mm, 19.9 mm, max. teeth 23 + 2. Apparently the male (ZSMH 1832/0 A) is the specimen described and (rather poorly) figured by WAGLER (1824), it agrees closely with the illustration, having a distinct black stripe on the flanks and we consequently select it as lectotype of *Natrix semilineata* Wagler, 1824. The female (ZSMH 1832/0 B) obviously is the second specimen alluded to by WAGLER in the French text as not having the distinct, black line on the flanks. In fact, it only is visible on the sides of the tail. This specimen automatically becomes a paralectotype of *N. semilineata.*

Pseustes sexcarinatus (Wagler)

Natrix sexcarinatus Wagler, 1824: 35, pl. XII
Coluber sexcarinatus – FITZINGER, 1826b: 896 (by inference)
Herpetodrys sexcarinatus – WAGLER, 1830b: 180 (partly) (by inference)
Herpetodryas carinatus – SCHLEGEL, 1837a: 175 (partly); DUMÉRIL et al., 1854a: 207 (partly); JAN, 1859: 274 (partly)
Herpetodryas sexcarinatus – BOULENGER, 1894: 72 (partly)
Pseustes sexcarinatus – HOGE, 1964a: 28; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 258; VANZOLINI, 1981a: XVIII

Unfortunately, the type of this species, as noted by HOGE (1964a), apparently was destroyed during the bombing raid in 1945. Formerly it was probably catalogued under ZSMH 1744/0, from South America.

Helicops angulatus (L.)

Natrix aspera Wagler, 1824: 37, pl. XIII
Coluber angulatus – KAUP, 1825: 593
Homalopsis aspera – FITZINGER, 1826b: 896
Helicops asper – WAGLER, 1830b: 171 (by inference)
Homalopsis angulatus – SCHLEGEL, 1837a: 351
Helicops angulatus – DUMÉRIL et al., 1854a: 746 (var. B); JAN, 1859: 274; BOULENGER, 1894: 278; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 122; VANZOLINI, 1981a: XVIII

The original SPIX collection apparently contained both adults and juveniles of this species, as is clear from the French and Latin texts, in which scale counts of two specimens are provided. Of this material only one specimen (ZSMH 1528/0, ♀, V 123, A 1/1, C 82/82 + 1, Sc 19-19-17, s-v length 690 mm, tail length 331 mm, head length 38.8 mm, max. teeth ± 14) from Brazil, collected by SPIX is still extant in the Munich collection and it is here selected as lectotype of *Natrix aspera* Wagler, 1824. The specimen agrees well with the description, the plate could have been made after this specimen as it agrees in size, but the pattern is different.

Thamnodynastes pallidus (L.)

Natrix punctatissima Wagler, 1824: 39, pl. XIV fig. 1; FITZINGER, 1826b: 897
Thamnodynastes punctatissimus – WAGLER, 1830b: 182 (by inference); JAN, 1863b: 105; BOULENGER, 1896: 117
Dipsas punctatissima – SCHLEGEL, 1837a: 292; DUMÉRIL et al., 1854a: 1151; JAN, 1859: 274
Thamnodynastes pallidus – PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 300; VANZOLINI et al., 1980: 53; VANZOLINI, 1981a: XVIII

According to the French text, WAGLER (1824: 40) had three specimens at his disposal when describing this species. Of these, only one (ZSMH 2043/0, ♂, V 158, A 1, C 92/92 + 1, Sc ?-17-11, length not

measurable, max. teeth 16 + 2) is still extant. Its counts do not agree very well with the description and most probably it is not the specimen depicted, but as WAGLER (1824) only described one of the three specimens available to him, we assume that this was one of the other two. It is in poor condition, being very desiccated. Nevertheless, we here select it as the lectotype of *Natrix punctatissima* Wagler, 1824. According to the accompanying data it was collected by SPIX in Bahia, Brazil.

Corallus e. enydris (L.)

Xiphosoma ornatum Wagler, 1824: 40, pl. XIV fig. 2
Xiphosoma dorsuale Wagler, 1824: 43, pl. XV
Xiphosoma hortulana – FITZINGER, 1826b: 898; WAGLER, 1830b: 167
Boa hortulana – SCHLEGEL, 1837a: 392
Xiphosoma hortulanum – DUMÉRIL & BIBRON, 1844: 545; JAN, 1859: 274
Corallus hortulanus – BOULENGER, 1893: 101
Corallus e. enydris – STIMSON, 1969: 10; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 73
Corallus enydris – VANZOLINI, 1981a: XVIII

The two taxa WAGLER (1824) described have been correctly assigned to one taxon *(C. e. enydris)*, starting with FITZINGER (1826b). Apparently WAGLER was aware of the fact that his *X. dorsuale* was identical with LINNAEUS' *Coluber hortulanus,* but for reasons not evident from the description, he used a new name. Obviously he did not recognise his *X. ornatum* as the juvenile of the same species.

The description of *X. ornatum* seems to be based on one actual specimen only. This has to be deduced from circumstantial evidence, like the fact that in the Latin text only scale counts for one specimen are given and in the French text it is said that "Cette espèce très rare ne paroît pas parvenir à une grandeur considérable" and "toute la partie inférieure de l'animal est d'un blanc jaunâtre", also alluding to one specimen only. We therefore consider ZSMH 2694/0 (juv., V 287, A 1, C 119 + 1, Sc ± 43-53-30, s-v length ± 346 mm (strongly coiled), tail length 110 mm, head length 17.9 mm) from Rio Solimões, Amazonas, Brazil, collected by SPIX, the holotype of *Xiphosoma ornatum* Wagler, 1824. It was reported as such by STIMSON (1969). The specimen agrees well with the description and with the drawing, which is about natural size.

The description of *X. dorsuale* is based on one actual specimen and on the synonyms cited. Consequently we consider ZSMH 1364/0 (♀, V 288, A 1, C 126 + 1, Sc 43-54-28, s-v length 1152 mm, tail length 320 mm, head length 34.3 mm) from Rio Amazonas, Brazil, collected by SPIX, the lectotype of *Xiphosoma dorsuale* Wagler, 1824. This specimen agrees well with pl. XV in pattern, the illustration is slightly less than natural size. STIMSON (1969) incorrectly considered *Xiphosoma dorsuale* Wagler a nomen substitutum for *Boa hortulana* L. As WAGLER did not expressly propose this name as a substitute name, only mentioned a number of synonyms, STIMSON's action is purely conjecture and is not in agreement with art. 72d of the International Code of Zoological Nomenclature.

Corallus caninus (L.)

Xiphosoma araramboya Wagler, 1824: 45, pl. XVI
Boa canina – FITZINGER, 1826b: 898; WAGLER, 1830b: 167; SCHLEGEL, 1837a: 388
Xiphosoma caninum – DUMÉRIL & BIBRON, 1844: 540; JAN, 1859: 274
Corallus caninus – BOULENGER, 1893: 102; STIMSON, 1969: 10; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 72; VANZOLINI, 1981a: XVIII

Here again WAGLER (1824) uses a new name for a species well known since LINNAEUS' description, but does not give any specific reasons for this name-change, except that the Brazilians along the Rio Negro call this species Araramboya, a name "que nous lui avons aussi conservé". Thus, this action cannot be considered as the proposal of a nomen substitutum according to the International Code of Zoological Nomenclature (art. 72d). From the description it is not clear on how many specimens it was based. Considering the fact that formerly in the Munich collection seven specimens collected in Brazil by SPIX

were present (ZSMH 1365/0, 1366/0: 6 specimens), we assume that they, together with the specimens on which the synonyms listed by WAGLER were based, constituted the type series. At present, only one specimen (ZSMH 1365/0, ♀, V 146 + 1/0 + 2 + 0/1 + 50, A 1, C 4 + 1/2 + 1 + 1/2 + 6 + 1/0 + 60 + 1, Sc 51-65-39, s-v length 685 mm, tail length 143 mm, head length 48.6 mm) exists in the Munich collection. It agrees well with the description but the resemblance with the illustration is less, as the position, number and form of the white vertebral spots do not agree. In ZSMH 1365/0 the anterior quarter of the body only has a few white spots occupying one or two scales, posteriorly there are 24 white spots/transverse bands on the body and another 14 on the tail. In the illustration 27 are visible on the body and one probably is hidden by a body-coil. We here select ZSMH 1365/0 from Brazil, collected by SPIX, as lectotype of *Xiphosoma araramboya* Wagler, 1824. The six specimens in ZSMH 1366/0 apparently were lost during the war.

Waglerophis merremii (Wagler)

Ophis Merremii Wagler, 1824: 47, pl. XVII; WAGLER, 1830b: 172
Xenodon merremii – FITZINGER, 1826b: 900; BOULENGER, 1894: 150; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 324
Xenodon rhabdocephalus – SCHLEGEL, 1837a: 87 (partly); DUMÉRIL et al., 1854a: 758 (partly)
?*Xenodon severus* – JAN, 1859: 274
Waglerophis merremii – ROMANO & HOGE, 1973: 209; VANZOLINI et al., 1980: 57; VANZOLINI, 1981a: XVIII

Unfortunately no original typematerial is left in the Munich collection. In the old catalogue no trace can be found of any specimens having been entered, neither did JAN (1859) receive any specimens of this species when he studied the entire SPIX snake collection. So, apparently this material had already disappeared before 1859.

Micrurus s. spixii Wagler

Micrurus Spixii Wagler, 1824: 48, pl. XVIII
Elaps Spixii – KAUP, 1825: 593
Coluber Marcgravii – FITZINGER, 1826b: 901
Elaps Marcgravii – FITZINGER, 1826b: 901; WAGLER, 1830b: 193
Elaps corallinus – SCHLEGEL, 1837a: 440 (partly); JAN, 1859: 275; JAN, 1863b: 112
Elaps spixii – BOULENGER, 1896: 427
Micrurus spixii – VANZOLINI, 1981a: XVIII
Micrurus s. spixii – PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 217; HOGE & ROMANO-HOGE, 1981b: 401

Apparently WAGLER (1824) based his description on one specimen only, which is still extant (ZSMH 209/0, ♂, V 210, A 1, C 8 + 13/13 + 1, Sc 15-15-15, s-v length 1079 mm, tail length 63 mm, head length 34.6 mm, max. teeth 2, black bands on body 20, tail 2, head 1). The specimen (from Rio Solimões, Amazonas, Brazil, collected by SPIX) has the hemipenes partly everted, as can be seen in the illustration, and we consider it to be the holotype of *Micrurus Spixii* Wagler, 1824.

Bothrops leucurus Wagler

Bothrops Megaera Wagler, 1824: 50, pl. XIX
Bothrops leucurus Wagler, 1824: 57, pl. XXII fig. 2; HOGE & ROMANO, 1971: 239; HOGE & ROMANO, 1972: 136; VANZOLINI, 1981a: XVIII; HOGE & ROMANO-HOGE, 1981a: 200; HOGE & ROMANO-HOGE, 1981b: 408
Craspedocephalus Weigelii – FITZINGER, 1826b: 902
Craspedocephalus bilineatus – FITZINGER, 1826b: 904
Bothrops ambiguus – WAGLER, 1830b: 174 (partly)
Bothrops atrox – WAGLER, 1830b: 174 (partly); DUMÉRIL et al., 1854a: 1507 (partly)
Trigonocephalus jararaca – SCHLEGEL, 1837a: 532 (partly)
Trigonocephalus atrox – SCHLEGEL, 1837a: 535 (partly)
Bothrops jararaca – DUMÉRIL et al., 1854a: 1509 (partly); PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 46 (partly)
Trigonocephalus Jararaca – JAN, 1859: 275

Bothrops Neuwiedi juv. – JAN, 1859: 275
Lachesis atrox – BOULENGER, 1896: 537 (partly)
Lachesis neuwiedii – BOULENGER, 1896: 542 (partly)
Bothrops megaera – HOGE, 1966: 110
Bothrops neuwiedi – PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 49 (partly)

The nomenclatural history of this species seems rather confused. FITZINGER (1826b) identified *B. Megaera* as *C. Weigelii* Cuvier and *B. leucurus* as *C. bilineatus* Wied. WAGLER (1830b) himself put *Megaera* in the synonymy of *B. ambiguus* (Gmelin) and *leucurus* in that of *B. atrox* (L.). JAN (1859) identified the first nominal species as *T. jararaca* and the second as a juvenile of *B. neuwiedi.* BOULENGER (1896) considered *Megaera* a synonym of *L. atrox* (L.) and *leucurus* one of *L. neuwiedii* (Wagler). This state of affairs lasted more or less untill 1966, when HOGE revived *B. megaera* from the synonymy of *B. atrox,* where it had been placed since 1896 (VANZOLINI, 1981a: XVIII [footnote]). However, HOGE (1966) did not give any arguments for his action. PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970) considered *Megaera* a synonym of *B. jararaca* and *leucurus* one of *neuwiedi.* HOGE & ROMANO (1971) and HOGE & ROMANO-HOGE (1981a, b) briefly pointed out that *B. Megaera* Wagler was a junior secondary homonym of *Coluber Megaera* Shaw and therefore they used the first available name, *B. leucurus* Wagler, for this taxon. We accept the synonymy of *Megaera* and *leucurus* on the authority of HOGE & ROMANO (1971) and HOGE & ROMANO-HOGE (1981a, b), who are well acquainted with poisonous Brazilian snakes. To us it is quite obvious that *B. Megaera* certainly is not identical with *B. atrox* (L.) and that *B. leucurus* is different from *B. neuwiedii* Wagler, whereas the two in our opinion very well might by identical. Unfortunately it is not possible to verify this assumption, because the holotype of *B. Megaera* Wagler, 1824 no longer is extant, nor is it possible to find a trace of it in the old catalogue of the Munich Museum. In compiling the above synonymy (which does not aim at completeness) we accepted the views expressed by HOGE & ROMANO (1971) and HOGE & ROMANO-HOGE (1981a, b).

Of the 36 specimens (apparently forming a litter) of *B. leucurus* mentioned by WAGLER (1824: 58) only two could be retraced in the Munich collection (ZSMH 2698/0, collected in Bahia, Brazil by SPIX). As could be expected from the description and the illustration both are juveniles with a distinct umbilical scar. The meristic data of respectively A and B are: V 200, 201, A 1, C 75/75 + 1, 63/63 + 1, Sc ?-25-19, 23-24-19, s-v length 239 mm, 242 mm, tail length 45 mm, 40 mm, head length 15.3 mm, 15.4 mm. They both agree fairly well with the description and the drawing. Because of its better condition we select ZSMH 2698/0 B as the lectotype and ZSMH 2698/0 A as the paralectotype of *Bothrops leucurus* Wagler, 1824. Both specimens are pale brown with dark brown transverse bands, either continuous on both flanks, or interrupted at the vertebral line, thus forming trapezoid or triangular spots with dark outline and lighter center. Both specimens have 19 bands or spots on the right side of the body. A dark band extends from the eye to the corner of the mouth, bordered by a wide pale band dorsally. Dorsal surface of head brown, separated from the colour of the body by an indistinct pale band. Chin and throat dark brown with lighter spots. Ventrals near the flanks with dark spots, median part of belly indistinctly mottled dark and light. Tip of tail white. The tail is not prehensile.

Bothrops atrox (L.)

Bothrops Furia Wagler, 1824: 52, pl. XX
Bothrops tessellatus Wagler, 1824: 54, pl. XXI fig. 2
Bothrops atrox – WAGLER, 1824: errata; WAGLER, 1830b: 174 (partly); DUMÉRIL et al., 1854a: 1507 (partly); JAN, 1859: 275 (juv.) (partly); HOGE, 1966: 113; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 44; HOGE & ROMANO, 1971: 241; HOGE & ROMANO, 1972: 133; HOGE & ROMANO-HOGE, 1981a: 202; HOGE & ROMANO-HOGE, 1981b: 405; VANZOLINI, 1981a: XVIII
Craspedocephalus Jararaca – FITZINGER, 1826b: 902
Craspedocephalus Weigelii FITZINGER, 1826b: 903 (partly)
Bothrops ambiguus – WAGLER, 1830b: 174 (partly)

Trigonocephalus jararaca – SCHLEGEL, 1837a: 532 (partly)
Bothrops jararaca – DUMÉRIL et al., 1854a: 1509 (partly); PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 47 (partly); VANZOLINI, 1981a: XVIII (partly)
?*Trigonocephalus Jararaca* – JAN, 1859: 275
Lachesis lanceolatus – BOULENGER, 1896: 535 (partly)
Lachesis atrox – BOULENGER, 1896: 537 (partly)

There has been little doubt about the identity of *Bothrops Furia,* which since 1830 has been correctly considered a synonym of *B. atrox* (L.) by most authors (BOULENGER [1896] being the exception). Unfortunately none of the syntypes could be retraced in the Munich collection, so the above assumption cannot be proved beyond doubt.

Bothrops tessellatus posed some more problems to earlier authors. Although WAGLER (1824) in the errata had already synonymised this name with *B. atrox* (L.), FITZINGER (1826b) vehemently denied this and considered it a juvenile specimen of *B. Weigelii* Daud., which according to PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970: 55) could not be properly assigned. JAN (1859) correctly considered it a juvenile of *B. atrox,* and BOULENGER (1896) agreed with him. HOGE (1966), HOGE & ROMANO (1971) and HOGE & ROMANO-HOGE (1981a, b) did not mention *tessellatus* in their synonymies, whereas PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970: 47) and VANZOLINI (1981a: XVIII) incorrectly put it in the synonymy of *B. jararaca* Wied. Fortunately one of the syntypes is still extant in the Munich collection and its identity could be checked. It is a juvenile specimen (ZSMH 2699/0, V 194, A 1, C 73/73 + . . ., Sc 25-25-19, s-v length 365 mm, tail length 67 mm, head length 19.4 mm) from the Rio São Francisco, Brazil, collected by SPIX, agreeing fairly well with the description provided by WAGLER (1824) and also with the drawing (though it should be remarked that the coils in the drawing are the mirror-image of those of the specimen). ZSMH 2699/0 is here designated as lectotype of *Bothrops tessellatus* Wagler, 1824, it undoubtedly is a juvenile of *B. atrox* (L.), having a brown back with darker transverse bands or trapezoid blotches; lower lip and chin very dark brown with a few white blotches, throat whitish; belly anteriorly white, checkered with brown, posteriorly brown, checkered with white, tail ditto, becoming immaculately creamish towards the tip.

The pattern in the drawing, especially that of the ventral parts, does not agree with that of the specimen.

Bothrops spec.

Bothrops leucostigma Wagler, 1824: 53, pl. XXI fig. 1
Craspedocephalus Weigelii – FITZINGER, 1826b: 903 (partly)
Bothrops ambiguus – WAGLER, 1830b: 174 (partly)
Trigonocephalus jararaca – SCHLEGEL, 1837a: 532 (partly)
Bothrops jararaca – DUMÉRIL et al., 1854a: 1509 (partly); PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 47 (partly); VANZOLINI, 1981a: XVIII (partly)
Bothrops atrox juv. – JAN, 1859: 275 (partly)
Lachesis lanceolatus – BOULENGER, 1896: 535 (partly)

Several recent authors (PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970; VANZOLINI, 1981a) put this species in the synonymy of *B. jararaca* (WIED), where most of the *Bothrops* species described by WAGLER were allocated. This, in our opinion, is not correct. *B. jararaca* is a species with a very distinct dark postocular stripe and a fairly distinct, though variable, pattern as demonstrated by AMARAL (1977). However, WAGLER depicted a snake hardly having any pattern and no postorbital stripe at all. It could very well be that the lack of pattern is due to the bad state of the specimen described, which was taken from the stomach of a falcon. In our opinion there is a slight resemblance with *B. moojeni* Hoge, a species occurring in the general region from which *B. leucostigma* was said to come.

As the holotype apparently is no longer extant (no trace of it in the old catalogue of the Munich museum), we prefer to refrain from allocating *B. leucostigma* Wagler to a specific species of *Bothrops.*

Bothrops t. taeniatus Wagler

Bothrops taeniatus Wagler, 1824: 55, pl. XXI fig. 3
Lachesis taeniatus – FITZINGER, 1826b: 903
Bothrops atrox – WAGLER, 1830b: 174 (partly); DUMÉRIL et al., 1854a: 1507 (partly); JAN, 1859: 275 (juv.) (partly); HOGE & ROMANO, 1971: 241 (partly); HOGE & ROMANO, 1972: 133 (partly); HOGE & ROMANO-HOGE, 1981a: 202 (partly); HOGE & ROMANO-HOGE, 1981b: 405 (partly)
Trigonocephalus jararaca – SCHLEGEL, 1837a: 532 (partly)
Bothrops castelnaudi DUMÉRIL et al., 1854a: 1511; JAN, 1863b: 126; BOULENGER, 1896: 544; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 45
Lachesis atrox – BOULENGER, 1896: 538 (partly)
Bothrops jararaca – PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 47 (partly); VANZOLINI, 1981a: XVIII (partly)
Bothrops c. castelnaudi – HOGE & ROMANO-HOGE, 1981a: 204; HOGE & ROMANO-HOGE, 1981b: 406

This is another *Bothrops* which has been allocated to different species by different authors. FITZINGER (1826b) agreed with WAGLER (1824) that this was a new species. WAGLER (1830b) himself, however, synonymised it with *Coluber atrox* L., a species which he also synonymised with *B. leucurus* and *B. tessellatus,* thus making it a rather mixed entity. Nevertheless most authors followed WAGLER in considering *taeniatus* a synonym of *atrox,* until PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970) abruptly and without presenting any supporting evidence, put it in the synonymy of their (in our view composite) *B. jararaca.* In this opinion they were followed by VANZOLINI (1981a).

Although the holotype unfortunately no longer is extant, we feel confident in putting forward another opinion about the identity of *taeniatus.* From the description and illustration it is clear that *taeniatus* has a body-pattern of transverse dark bands positioned in pairs on a pale brownish-green ground colour, and that the ventral parts are brownish, with white spots, those of which near the flanks forming longitudinal stripes. The type locality is given as "ad flumen Amazonum" in the Latin text and as "la province de Bahia" in the French text. We tend to regard the latter locality as an error on WAGLER's part. PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970) and VANZOLINI (1981a) only cited Amazonas as the type locality. The fact that they put *taeniatus* with this type locality in the synonymy of *B. jararaca,* which is not known further north than the southern part of the province of Bahia, in our opinion does not make a strong case, especially not because the drawing of *taeniatus* does not bear the slightest resemblance to any of the known pattern-variants of *B. jararaca.* The same holds true for the synonymisation of *taeniatus* with *atrox,* a species having triangular- to trapezoid-shaped spots on the flanks, or sometimes even lacking a pattern.

To our knowledge the only species from the Amazon region (or from Bahia for that matter) having a pattern of parallel, transverse dark bars, disposed in pairs, and with a longitudinal row of white spots on the border of the flank and belly, is the species currently known as *B. castelnaudi* D., B. & D. The description and the illustration of *taeniatus* completely agree with that species and consequently we consider *B. taeniatus* Wagler, 1824 and *B. castelnaudi* D., B. & D., 1854 as identical. This has one unfortunate consequence: *B. taeniatus* Wagler, 1824 has priority over *B. castelnaudi* D., B. & D., 1854 and the name of the taxon known until now as *B. castelnaudi* has to be changed into *B. taeniatus.* In order to stabilise nomenclature as much as possible, we here select the holotype of *B. castelnaudi* (MNHNP 1582) as the neotype of *B. taeniatus* Wagler, 1824. As *B. castelnaudi* has not been used extensively and has a fairly straight forward synonymy (HOGE & ROMANO-HOGE, 1981b), we don't think this action unduly upsets the established nomenclature.

Bothrops n. neuwiedi Wagler

Bothrops Neuwiedi Wagler, 1824: 56, pl. XXII fig. 1; JAN, 1859: 275; JAN, 1863b: 126
?*Craspedocephalus holosericeus* – FITZINGER, 1826b: 904 (by inference)
Bothrops Neuwiedii – WAGLER, 1830b: 174
Trigonocephalus atrox – SCHLEGEL, 1837a: 535 (partly)
Lachesis neuwiedii – BOULENGER, 1896: 542 (partly)

Bothrops n. neuwiedi – HOGE, 1966: 127; HOGE & ROMANO, 1971: 252; HOGE & ROMANO, 1972: 137; HOGE & ROMANO-HOGE, 1981a: 212; HOGE & ROMANO-HOGE, 1981b: 409
Bothrops neuwiedi – PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 49 (partly); VANZOLINI, 1981a: XVIII

There have been no problems whatsoever in the interpretation of this description, most authors agreeing that WAGLER (1824) described a new species. A single specimen of this species is present in the Munich SPIX collection (ZSMH 2348/0, ♂, V 170, A 1, C 45/45 + 1, Sc 23-25-19, s-v length 652 mm, tail length 92 mm, head length 28.6 mm), said to have been collected in Brazil by SPIX. There is no old label associated with this specimen, but it does agree very well with the description and the plate, which is slightly less than natural size and shows the same posture of the mouth and position of the teeth as the specimen at hand. The back is light brown with dark brown, black bordered spots. The dorsal surface of the head has a large spot between the eyes with two lateroposterior projections, and two large spots (weakly defined laterally) on the posterior part. The upper lip is white with a narrow black stripe from the eye to the corner of the mouth. Belly creamish with dark brown spots on the anterior margin of each ventral. Ventral surface of tail cream-coloured with a sprinkling of brown spots, except in the median which is free of them. Posterior part of tail light without spots both dorsally and ventrally. The plate is not correct here, because it shows the dorsal pattern continuing to the tip of the tail. ZSMH 2348/0 apparently is the specimen after which both description and plate were made. Because it is not clear from the description how many specimens were available, we prefer to select ZSMH 2348/0 as lectotype of *Bothrops Neuwiedi* Wagler, 1824.

Lachesis m. muta (L.)

Bothrops Sururucu Wagler, 1824: 59, pl. XXIII
Crotalus mutus – FITZINGER, 1826b: 904; SCHLEGEL, 1837a: 570
Lachesis muta – WAGLER, 1830b: 175; JAN, 1859: 275; VANZOLINI, 1981a: XVIII
Lachesis mutus – DUMÉRIL et al., 1854a: 1485; BOULENGER, 1896: 534
Lachesis m. muta – PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 136; HOGE & ROMANO-HOGE, 1981a: 245

Here again WAGLER (1824) lists an impressive list of synonyms of this well known species. He does not expressly state any reasons why he uses the name *Sururucu* instead of *mutus* and thus it cannot be considered as the proper proposal of a nomen substitutum. No specimen that could have been described by WAGLER is present in the Munich collection, neither is there an indication of such a specimen in the old catalogue.

Crotalus durissus cascavella Wagler

Crotalus Cascavella Wagler, 1824: 60, pl. XXIV
Crotalus rhombifer – KAUP, 1825: 593
Crotalus horridus – FITZINGER, 1826b: 905; WAGLER, 1830b: 176; SCHLEGEL, 1837a: 561 (partly); DUMÉRIL et al., 1854a: 1472 (partly); JAN, 1859: 275
Crotalus terrificus – BOULENGER, 1896: 573 (partly)
Crotalus durissus terrificus – GLOYD, 1940: 132 (partly); KLAUBER, 1956: 32 (partly); KLAUBER, 1972: 35 (partly)
Crotalus durissus cascavella – HOGE, 1966: 139; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 75; HOGE & ROMANO, 1971: 264; HOGE & ROMANO, 1972: 140; HARRIS & SIMMONS, 1978: 108; HOGE & ROMANO-HOGE, 1981a: 224; HOGE & ROMANO-HOGE, 1981b: 412; VANZOLINI et al., 1980: 68; VANZOLINI, 1981a: XVIII

For a long time this taxon was hidden in the synonymy of the South American rattlesnake *C. durissus terrificus*, although KLAUBER (1956) already indicated that it might prove to be a valid subspecies after further study of the complex of South American rattlesnakes. HOGE (1966) did a further survey of the South American rattlers and distinguished seven subspecies in South America. For the subspecies inhabiting the Caatinga region in NE Brazil the name *cascavella* was available and was revived by him. HOGE (1966) said about the type-specimen "None designated" and proceeded by designating Instituto Butantan Herp. Coll. no. 23 400 from Mina Caraiba, Bahia as neotype, without having ascertained that a WAGLER type was no longer extant. The specimen on which WAGLER's description was based is no lon-

ger extant and in this regard the neotype designation could be considered all right. However, as HOGE (1966) did not state the characters in which *cascavella* differs from other subspecies of *C. durissus* (only provided drawings of them), did not provide reasons why he believed the original type lost and did not provide a description of the specimen, his neotype designation cannot be regarded as valid, according to art. 75 (c) of the International Code of Zoological Nomenclature. It is therefore suggested that HOGE[1]) does provide the lacking data as soon as possible. KLAUBER (1972) still adhered to the use of the name *C. d. terrificus* for the South American rattlesnakes, though he mentioned, but did not accept, HOGE's (1966) revision of the group. All other recent authors accepted HOGE's classification and so do we. In the old catalogue of the Munich museum we cannot find any reference to the specimen described by WAGLER.

Leptotyphlops albifrons (Wagler)

Stenostoma albifrons Wagler, 1824: 68, pl. XXV fig. 3; FITZINGER, 1826b: 907; DUMÉRIL & BIBRON, 1844: 327; JAN, 1859: 275; JAN, 1863b: 15
Typhlops albifrons – WAGLER, 1830b: 195
Typhlops Albifrons – GRAY, 1831a: 77
Glauconia albifrons – BOULENGER, 1893: 63
Leptotyphlops tenella KLAUBER, 1939: 59; OREJAS-MIRANDA, 1967: 435; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 172; HOOGMOED, 1977: 114
Leptotyphlops albifrons – SMITH & LIST, 1958: 271; OREJAS-MIRANDA, 1967: 438; PETERS & OREJAS-MIRANDA, 1970: 167; WILSON & HAHN, 1973: 120; HAHN, 1980: 6; VANZOLINI et al., 1980: 14; VANZOLINI, 1981a: XVIII
Leptotyphlops tenellus – HAHN, 1980: 27

Since its description this species has posed a problem and OREJAS-MIRANDA (1967) quite aptly summed up the confused state in which this species was, when he said it had acquired mythological characters.

This species has been used as a dump for many species with a white forehead and allegedly occurred from Central America through South America to Uruguay and Paraguay, also encompassing the Antilles (WERNER, 1917). SMITH & LIST (1958) tried to solve the position of *S. albifrons* by writing to HELLMICH in order to obtain further information about the type-specimen. HELLMICH informed them that the type (formerly under ZSMH 1348/0) was destroyed during the war. We agree with him, as we could not find it either. SMITH & LIST (1958) proposed designation of a topotypical specimen (from the surroundings of the city of Belèm) as neotype in order to stabilise the nomenclature of neotropical *Leptotyphlops.* They did not express an opinion about its distribution. OREJAS-MIRANDA (1967) in a revision of Amazonian *Leptotyphlops* considered *albifrons* as distinct from *L. tenella* KLAUBER and provided distinguishing characters. However, he did not see a single specimen of the former taxon, all material from the Belèm area identified as *L. albifrons* turned out to be *tenella.* He also favoured the idea of designating a neotype, but due to lack of material he did not do so himself. In his map he restricted the distribution of *albifrons* to Belèm, which later was extended to Belèm and Rio Grande do Norte, Brazil by PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970). WILSON & HAHN (1973) summarised the history of *S. albifrons* and suggested its designation as a nomen dubium, a procedure which had already been opposed by SMITH & LIST (1956), because of the widely distributed use of this name in neotropical snake literature. HAHN (1980) considers the name as valid and repeats the distribution given by PETERS & OREJAS-MIRANDA (1970). CUNHA & NASCIMIENTO (1978) dealt with the snakes of the eastern part of Pará, which includes Belèm. Most astonishingly these authors only report *L. septemstriatus* (Schneider) and *L. macrolepis* (Peters) and denied the presence of *L. albifrons* and *L. tenella* from the area they studied. However, as OREJAS-MIRANDA has more experience as a monographer of *Leptotyphlops* and as one of us

1) After completion of the manuscript the sad news of Dr. A. R. Hoge's untimely death in December 1982 reached us. We wish to suggest that Dr. Hoge's successor or associates at the Instituto Butantan provide the necessary data.

(Hoogmoed, 1977) studied many specimens of *L. tenella* from Amazonian Brazil, we are inclined to attribute Cunha & Nascimiento's (1978) statement to underrepresentation of burrowing snakes in their material and accept Orejas-Miranda's (1967) statement that the scarce topotypical material he studied belonged to *L. tenella.*

Most recent authors (Smith & List, 1958; Wilson & Hahn, 1973) considered Wagler's (1824) description and illustration unidentifiable without a type-specimen at hand and in essence it has been treated as a nomen dubium. Thomas (1965) examined mainland material of "*albifrons*" and came to the conclusion that several taxa were involved and expressed the opinion that *tenella* might either be "a subspecies of a wide-ranging South American form (presumably true *albifrons)* or a variant (supraoculars and first labials in contact) which occurs throughout much of the range of *albifrons* (as far south as Mato Grosso) but is of particularly high frequency in the northeast." He modestly adds that his knowledge of the *albifrons* group is too meager to venture a solution. However, in our opinion Thomas (1965) was very close to the truth. The facts that the "distinguishing" characters provided by Orejas-Miranda (1967) and which obviously were compiled from the literature, in our experience all fall within the width of variation of so called *L. tenella,* that since its description no "true" *albifrons* from Belèm have been collected and that topotypical material proved to be *tenella,* combined with examination of the illustration and study of the description, have led us to the conclusion that *L. tenella* Klauber, 1939 is nothing but a synonym of *S. albifrons* Wagler, 1824. The correct name for the taxon, widely known since 1939 as *L. tenella,* actually is *L. albifrons* (Wagler, 1824). We are strengthened in our conclusion by several characters mentioned in the description, and (partly) visible in the illustration: the large, round eyes not covered by skin, the large pentagonal ocular scales covered with pits, the quadrangular yellow (white) spot on the tip of the snout, the yellow-tipped tail and the dorsal pattern of wide blackish brown longitudinal stripes separated by narrow, light zig zag lines. These characters only can be found in combination in one eastern Amazonian species, *L. tenella* Klauber, which consequently is a junior synonym of the older *L. albifrons* (Wagler, 1824), which thus has a distribution encompassing the entire Amazonian basin and the Guianas. It still remains advisable to designate as soon as possible a neotype of *L. albifrons* (Wagler) from topotypical material, which apparently exists (Orejas-Miranda, 1967).

Amphisbaenia

Leposternon microcephalum Wagler

Leposternon Microcephalus Wagler, 1824: 70, pl. XXVI figs. 2, 3, 4
Leposternon scutigerum – Fitzinger, 1826b: 907 (by inference)
Leposternon microcephalus – Boie, 1827: 565; Vanzolini, 1981a: XVIII
Lepidosternon Microcephalus – Wagler, 1830b: 197; Wiegmann, 1834: 21; Wiegmann, 1836: 154, 157
Lepidosternon microcephalum – Duméril & Bibron, 1839: 505; Gray, 1844: 73; Gray, 1872b: 39; Boulenger, 1885b: 462
Leposternon microcephalum – Strauch, 1881: 424; Hellmich, 1960: 104; Gans, 1967: 82; Peters & Donoso-Barros, 1970: 168

There have not been many problems in the allocation of this name. From its description it has been considered a valid species. Hellmich (1960) and Gans (1967) reported that the holotype of this species (from Rio de Janeiro, Brazil, collected by Spix) was extant in Munich (ZSMH 3150/0). Hellmich (1960) provided some additional data on the holotype, which can be emended as follows: ♀, V 215, caudal annuli 13 + terminal plate, lateral annuli in cloacal region 4, scales around midbody 45, s-v length 400 mm, tail length 24 mm, no femoral pores. There are distinct lateral, dorsal and ventral sulci. The caudal annuli were counted from the postcloacal annulus, which itself was not included. The precloacal plate is damaged, but apparently it consisted of six scales. The postcloacal annulus also is damaged and not to be reconstructed. Throat and sides of head also damaged; the skin has been loosened and

sewn again, as is the anterior part of the belly. The drawing is fairly good, except for the second row of scales posterior from the rostral, which actually only is ± half as wide as the first row. Dorsally of the second supralabial there is a small quadrangular ocular, covering the eye. Thus, the black dot shown in the illustration over the posterior part of the first supralabial, is not the eye. Chin with a large mental, which is partly fused with the large sublabials. The illustration is approximately natural size. The head of the holotype was depicted by WIEGMANN (1836) after drawings sent to him by A. WAGNER. These drawings are poor, but give a better picture than WAGLER's drawings. The specimen ZSMH 666/0, which is mentioned in the old catalogue apparently is lost.

Blanus cinereus (Vandelli)

Amphisbaena oxyura Wagler, 1824: 72, pl. XXV fig. 1; FITZINGER, 1826b: 908; BOIE, 1827: 565
Blanus cinereus – WAGLER, 1830b: 197 (by inference); GRAY, 1844: 72; GRAY, 1872b: 34; MERTENS & WERMUTH, 1960: 89 (with question-mark); VANZOLINI, 1981a: XVIII
Amphisbaena cinerea – DUMÉRIL & BIBRON, 1839: 500; STRAUCH, 1881: 416
Blanus c. cinereus – GANS, 1967: 78

WAGLER (1830b) already corrected the locality of his *A. oxyura* to Spain and synonymised it with *A. cinerea*. This synonymisation has been accepted by all later authors and was not subject to any discussion. The three specimens mentioned by WAGLER (1824) are not present in the Munich collection and cannot be found in the old catalogue either.

Amphisbaena vermicularis Wagler

Amphisbaena vermicularis Wagler, 1824: 73, pl. XXV fig. 2; FITZINGER, 1826b: 908; BOIE, 1827: 565; WAGLER, 1830b: 35; DUMÉRIL & BIBRON, 1839: 489; GRAY, 1844: 71; GRAY, 1872b: 35; STRAUCH, 1881: 395; VANZOLINI, 1949: 106; HELLMICH, 1960: 97; GANS, 1967: 75; PETERS & DONOSO-BARROS, 1970: 38; VANZOLINI, 1981a: XVIII

Another unproblematical name. HELLMICH (1960) and GANS (1967) reported the existence of the "holotype" ZSMH 660/0. HELLMICH (1960) mentioned its length, his data can be completed as follows: V 223, C 27 + 1, lateral annuli 4, scales around midbody 46, precloacal plate with 4 scales, postcloacal scales 13, precloacal pores 4, supralabials 4, infralabials 3, s-v length 212 mm, tail length 31 mm. From the text it is not clear how many specimens WAGLER (1824) had before him when describing this species. In the light of earlier remarks we prefer to select ZSMH 660/0 (from Bahia, Brazil, collected by SPIX) as the lectotype of *Amphisbaena vermicularis* Wagler, 1824.

Amphibia
Gymnophiona

Siphonops annulatus (Mikan)

Caecilia annulata Wagler, 1824: 74, pl. XXVI fig. 1; GRAY, 1831a: 110
Coecilia annulata – BOIE, 1827: 566; SCHLEGEL, 1827: 294; FITZINGER, 1826b: 909
Siphonops annulatus – WAGLER, 1828a: 742 (by inference); WAGLER, 1830b: 198 (by inference); DUMÉRIL & BIBRON, 1841: 282; NIEDEN, 1913: 25; GORHAM, 1962: 17; TAYLOR, 1968: 555; VANZOLINI, 1981a: XVIII

This is another species described as new, but which actually had been described a few years earlier under the same name by MIKAN (1820). As no reference to this publication is made by WAGLER in 1824 or 1828, although he does refer to MIKAN's publication in 1830, and because in the French text (WAGLER, 1824: 75) it is repeated that this is a new species, *Caecila annulata* Wagler, 1824 is here considered as a newly proposed name which is a junior primary homonym of *Caecilia annulata* Mikan, 1820 and therefore has to be rejected. From WAGLER's (1824) description it is evident that he had several specimens before him when describing this species. At present, there is no specimen of this species, collected

by Spix, left in the Munich collections. In the old catalogue of the Munich museum one specimen (ZSMH 1323/0), which is now apparently lost, was listed from Brazil, collected by Spix. In the Leiden collection there is one specimen (RMNH 2419) of this species collected by Spix. It is here designated lectotype of *Caecilia annulata* Wagler, 1824.

2 ♀♀,	ZSMH 1390/0,	*Anilius s. scytale* (L.)
2 juvs.,	ZSMH 1379/0,	*Boa c. constrictor* (L.) (probably ZSMH 1379/0 + 1380/0)
1 juv.,	ZSMH 1361/0,	*Epicrates cenchria* (L.)
1 ♀,	ZSMH 1751/0,	*Chironicus c. carinatus* (L.)
1 ♂,	ZSMH 2643/0,	*Chironicus c. carinatus* (L.) (coll. Spix or Leuchtenberg?)
1 ♀,	ZSMH 1523/0,	*Helicops leopardinus* (Schlegel)
1 ♀,	ZSMH 1773/0,	*Leimadophis poecilogyrus* (Wied)

Apart from the snakes and amphisbaenians mentioned by Wagler (1824), Spix collected several additional species, which apparently were recognised by Wagler as belonging to species already described previously. For the sake of completeness we here include a list of the additional species collected by Spix.

2 ♂♂, 1 ♀,	ZSMH 1790/0,	*Leptophis ahaetulla liocercus* (Wied)
1 juv.,	ZSMH 1774/0,	*Liophis cobella* (L.)
1 ♂,	ZSMH 2143/0,	*Oxybelis fulgidus* (Daudin)
1 ♂,	ZSMH 2056/0,	*Oxyrhopus t. trigeminus* D., B. & D.
1 ♂,	ZSMH 1679/0,	*Pseustes poecilonotus polylepsis* (Peters) (for discussion see under "Incerta sedis", p.)
1 ♂, 1♀,	ZSMH 1676/0,	*Spilotes p. pullatus* (L.)
1 ♀,	ZSMH 2259/0,	*Micrurus ibiboboca* (Merrem)
1 ♂, 1 ♀,	ZSMH 2668/0 a, b,	*Amphisbaena f. fuliginosa* (Laur.)
1 ♀,	ZSMH 2668/0 c,	*Amphisbaena f. amazonica* Vanzolini.
1 ♂, 1 ♀,	ZSMH 657/0,	*Amphisbaena f. amazonica* Vanzolini.

In the old catalogue only a few more snakes collected by Spix are listed, which could not be found and which we must assume were destroyed during World War II.

Spix (1824)
Reptilia
Testudines[2])

Podocnemis expansa (Schweigger)

Emys expansa Schweigger, 1812: 299; Schweigger, 1814: 30; Kaup, 1828: 1150; Temminck & Schlegel, 1838: 48 (partly)

Emys cayennensis Schweigger, 1812: 298; Schweigger, 1814: 29

Emys Amazonica Spix, 1824: 1, pl. I, pl. II figs. 1–3

Podocnemis expansa – Wagler, 1830b: 135 (partly), pl. 4 figs. I–XXXI; Gray, 1844: 45; Gray, 1855: 61; Boulenger, 1889: 204; Müller, 1935: 109; Wermuth & Mertens, 1961: 296; Pritchard, 1964: 29; Pritchard, 1967: 158, 221; Wermuth & Mertens, 1977: 120; Pritchard, 1979: 420, 606, 751; Vanzolini, 1981a: XIX

2) After the galleyproofs for this paper were ready, personal communications (telephone call October 14, 1983; letter October 29, 1983) were received from Peter C. H. Pritchard, Maitland, Florida, who recently investigated the actual specimens of *Podocnemis* and *Peltocephalus* present in the Paris Museum. He arrived at the conclusion that Fretey (1977) took the wrong specimens for Schweiger's types. As we had nothing to go on but Fre-

Hydraspis expansa – GRAY, 1831b: 41 (partly)
Podocnemis sextuberculata – BAUR, 1893: 213

KAUP (1828) already correctly interpreted SPIX's description of this species. His opinion was endorsed by all subsequent authors, except BAUR (1893) who (wrongly) identified it with *P. sextuberculata* Cornalia, which in his opinion was a junior synonym of *amazonica*. In the meantime it has been well established that *P. sextuberculata* is a good species, different from *P. expansa*. All type material of *Emys Amazonica* Spix, still extant in the Munich and Leiden collections, belongs to *P. expansa*. The following syntypes are present:

ZSMH 3095/0, 1 semiadult shell, dry.
ZSMH 7–14/0, 8 adult skulls, dry.
ZSMH 2730/0, 1 adult skulls, dry.
ZSMH 2446/0, 7 juvs., in alcohol.
ZSMH 2447/0, 4 juvs., in alcohol.
RMNH 3294 , 1 juvs., in alcohol.

No adult specimen as figured in pl. I could be traced, but nine adult skulls, one of which possibly belonged to the specimen figured in pl. I were found. Consequently we choose to select one of the juvenile syntypes as the lectotype of *Emys Amazonica* Spix, 1824 (ZSMH 2446/0 A), all other specimens mentioned above automatically becoming paralectotypes. A short description of the lectotype seems warranted: The specimen is quite well preserved, most of the horn shields are still present, only the first right marginal and the right abdominal are missing. Carapace, median length 54.5 mm, maximum length 55 mm, width anteriorly 44.5 mm, posteriorly 47 mm; plastron, median length 48 mm, maximum length 51 mm, width anteriorly 26 mm, posteriorly 23 mm, width just anteriorly of bridge 37.5 mm, just posteriorly 39 mm; maximum height of shell 23 mm. There still is a very distinct umbilicus which is 7.5 mm long and 4.3 mm wide. Five out of the seven juveniles in ZSMH 2446/0 still have a large umbilicus in different stages of reduction.

In the largest specimen it is nearly completely closed. All juvenile paralectotypes have the same general size as the lectotype. The adult shell has a median length of 228 mm, a maximum length of 234 mm. The adult skulls (ZSMH 2730/0, ZSMH 7–14/0) have the following measurements (only max.-mean value-min.): length measured from the snout to the tip of the supraoccipital 125.5–160.8–182 mm, length measured from the snout to the condylus of the basioccipital 95–118–132 mm, maximum width 78–100.7–116 mm, length of lower jaw 94–97.3–106 mm, width of lower jaw 79–85.9–93 mm.

FRETEY (1977) reported the existence of a type specimen (which he incorrectly called the holotype) of *Emys cayennensis* Schweigger in the Paris museum (MNHNP 4152). Thus, MITTERMEIER & WILSON's (1974: 158) remark that *cayennensis* might be a juvenile of *P. unifilis*, but that this assumption could no longer be checked "since the types of *Emys cayennensis* no longer exist..." for the latter part is refuted by FRETEY's discovery of one of the three type specimens, which is here designated as lectotype of *Emys cayennensis* Schweigger, 1812 (MNHNP 4152). WERMUTH & MERTENS (1977) hesitatingly endorsed the view of MITTERMEIER & WILSON (1974) concerning the identity of *E. cayennensis* Schweigger by placing it in the synonymy of *P. unifilis* Troschel, providing it with a question-mark. Comparison of the description and drawings provided by FRETEY (1977) of MNHNP 4152 with material in the collections of RMNH and ZSMH convinced us that it is identical with *P. expansa* (Schweigger). Thus, *E. cayennensis* Schweigger is a junior synonym of *E. expansa* Schweigger (which, among others can be recognised by the presence of two yellow spots with black center on the interparietal). It

---

TEY's (1977) publication and his concepts about the types published therein, our conclusions about the status of the names *tracaxa, unifilis, cayennensis* and *dumeriliana* are only based on his data. As it appears there have been some mix-ups of labels which now have been (partly) cleared away by PRITCHARD, it seems wisest to consider out conclusions as very tentative and await PRITCHARD's book on Venezuelan turtles, in which this problem will be dealt with. This probably means that the correct name of the species here called *Peltocephalus tracaxa* is *P. dumerilianus* and that *cayennensis* is a synonym of *unifilis*, as already suggested by MITTERMEIER & WILSON (1974), and which causes problems again, as *cayennensis* would have priority over *unifilis*.

should be pointed out that FRETEY's (1975, 1977) *P. expansa* and *P. cayennensis* are both *P. expansa* (Schweigger) as we see it, and that both his *P. dumeriliana* and *P. unifilis* are *P. unifilis* Troschel as defined below.

Phrynops g. geoffroanus (Schweigger)

Emys viridis Spix, 1824: 3, pl. II fig. 4, pl. III fig. 1
Emys nasuta – KAUP, 1828: 1150
Phrynops Geoffroanus – WAGLER, 1830b: 136; WAGLER, 1833: pl. XXVI
Phrynops Geoffroyana – WAGLER, 1830b: pl. 5 figs. XLVIII–LI; GRAY, 1844: 41
Hydraspis planiceps – GRAY, 1831b: 40 (partly)
Hydraspis viridis – GRAY, 1831b: 41
Emys platycephala – TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838: 47 (partly)
Platemys Geoffroanus – STRAUCH, 1865: 115
Hydraspis geoffroyana – BOULENGER, 1889: 223 (with question-mark)
Phrynops g. geoffroanus – WERMUTH & MERTENS, 1961: 333 (with question-mark); WERMUTH & MERTENS, 1977: 130
Phrynops geoffroanus – VANZOLINI et al., 1980: 143; VANZOLINI, 1981a: XIX (partly)

SPIX (1824) does not mention the number of specimens on which his description of *E. viridis* was based, but from the fact that he only provides a very detailed description and illustration of a shell, we conclude that he only had that shell, which thus can be considered the holotype of *Emys viridis* Spix, 1825. This shell is still extant (ZSMH 3008/0) and is well preserved. The illustrations on pl. II fig. 4 and pl. III fig. 1 are perfect mirror images of it, executed slightly smaller (4/5 ×) than natural size. The shell has a median carapace length of 228 mm, maximum carapace length 235 mm, median plastron length 187 mm, maximum plastron length 201 mm and maximum width of the shell is 170 mm.

Platemys spixii Duméril & Bibron

Emys depressa Spix, 1824: 5, pl. III figs. 2, 3 (non *Emys depressa* Merrem, 1820)
Rhinemys radiolata – WAGLER, 1830b: 135
Hydraspis planiceps – GRAY, 1831b: 40 (partly)
Platemys Spixii Duméril & Bibron, 1835: 409; STRAUCH, 1865: 114; STRAUCH, 1890: 105; GOELDI, 1905: 754
Emys platycephala – TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838: 47 (partly)
Hydraspis Spixii – GRAY, 1844: 39; GRAY, 1855: 54
Platemys spixii – BOULENGER, 1889: 227; SIEBENROCK, 1909: 580; LUEDERWALDT, 1926: 435; FRÓES, 1957: 22; WERMUTH & MERTENS, 1961: 341; DONOSO-BARROS, 1965: 14; PRITCHARD, 1967: 233; WERMUTH & MERTENS, 1977: 134
Phrynops geoffroanus – VANZOLINI, 1981a: XIX (partly)
Platemys radiolata spixii – PRITCHARD, 1979: 780, 781

From the fact that SPIX (1824) mentioned two localities (province of Rio de Janeiro and Rio São Francisco), we can conclude that he had at least two specimens of this taxon before him when describing *E. depressa*. At present only one shell (ZSMH 3003/0) belonging to a specimen of this taxon is present in the Munich collection. It is provided with four labels (white, large green cardboard, small green paper, large red cardboard) which all list this shell as *Platemys Spixii* and as type of *Emys depressa* Spix. According to the white label this specimen is from Rio de Janeiro, according to the green one (apparently copied from the book) from Rio de Janeiro or river São Francisco, and according to the small green one just from Brazil. As the old catalogue of the Munich museum also lists this specimen as coming from Rio de Janeiro, we are inclined to accept this as locality for this specimen. On the inside of both plastron and carapace (which are separated) is written "Plat. depress. Spix". We accept this specimen as one of the syntypes of *Emys depressa* Spix, 1824, although this certainly is not the shell of the specimen depicted by SPIX, as evidenced by a damaged area in the carapace just to the right of the nuchal scale. This damage apparently was caused to the living animal as it healed neatly, being covered by small horny scales. As SPIX (1824) does not depict such a scar, it certainly was not ZSMH 3003/0 after which

the illustration was made. From the description (and the illustration) it is clear that SPIX based his description on at least one complete specimen. The measurements SPIX provides apparently are not taken from ZSMH 3003/0, which has the following measurements: carapace, median length 148 mm, maximum length 148 mm, maximum width 104 mm; plastron, median length 131 mm, maximum length 138 mm, width anteriorly of bridge 75.9 mm, posteriorly of bridge 66.9 mm. We here select this shell (ZSMH 3003/0) as the lectotype of *Emys depressa* Spix, 1824 (non *E. depressa* Merrem, 1820). On the basis of its completely flat plastron we conclude that it is a female.

SPIX (1824) in describing this taxon wondered whether it might possibly be identical with either *Emys depressa* Merrem or *E. radiolata* Mikan, thus indicating that his own *E. depressa* was not meant in the sense of MERREM (1820). The reason why in this case SPIX knowingly used the same name as MERREM for a species which he obviously considered different, escapes us. Later authors variously interpreted this name, until DUMÉRIL & BIBRON (1835) recognised it as a good taxon which they renamed *Platemys Spixii*, because *E. depressa* Spix, 1824 was a junior primary homonym of *E. depressa* Merrem, 1820. As a consequence of this the lectotype of *E. depressa* Spix, 1824 (ZSMH 3003/0) also becomes the lectotype of *Platemys Spixii* Duméril & Bibron, 1835.

VANZOLINI (1981a) considers *E. depressa* Spix to be a synonym of *Phrynops geoffroanus*, but does not give any reasons for this departure from the common opinion, according to which *E. depressa* Spix = *Platemys spixii* Duméril & Bibron, which is considered a valid taxon. Upon comparison of the shell of the lectotype with available descriptions we arrived at the conclusion that it does not at agree with any description of *P. geoffroanus*, but on the contrary quite conforms with descriptions of the taxon known as *Platemys spixii*, which is considered a subspecies of *P. radiolata* by PRITCHARD (1979). We here adhere to the more conservative view of regarding this taxon as a distinct species.

Peltocephalus tracaxa (Spix)

Emys macrocephala Spix, 1824: 5, pl. IV; KAUP, 1825: 593
Emys Tracaxa Spix, 1824: 6, pl. V
Emys tracaxa – KAUP, 1825: 593
Emys expansa – KAUP, 1828: 1150 (partly)
Podocnemis Dumeriliana – WAGLER, 1830b: 135 (partly) (by inference); LUEDERWALDT, 1926: 422
Podocnemis Tracaxa – WAGLER, 1830b: 135 (by inference); FITZINGER, 1836: 126
Hydraspis expansa – GRAY, 1831b: 42 (partly)
Hydraspis Dumeriliana – GRAY, 1831b: 42 (partly)
Peltocephalus Tracaxa – DUMÉRIL & BIBRON, 1835: 378; GRAY, 1844: 45; DUMÉRIL et al., 1854b: pl. 18 fig. 2; GRAY, 1855: 61
Podocnemis dumeriliana – FITZINGER, 1836: 126 (partly); SIEBENROCK, 1902: 169; SIEBENROCK, 1904: 15; GOELDI, 1905: 730; SIEBENROCK, 1909: 566; MÜLLER, 1935: 109; WILLIAMS, 1954a: 282; WERMUTH & MERTENS, 1961: 294, fig. 208; PRITGHARD, 1964: 30; DONOSO-BARROS, 1965: 11; PRITCHARD, 1967: 222; MITTERMEIER, 1975: 13; WERMUTH & MERTENS, 1977: 119; FRAIR et al., 1978: 139; RHODIN et al., 1978: 725; SMITH, 1979: 87, 88
Emys dumeriliana – TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838: 48
Peltocephalus Tracaya – TROSCHEL, 1848: 646 (?)
Peltocephalus Dumerilianus – FITZINGER, 1864: fig. 124
Peltocephalus tracaxa – STRAUCH, 1865: 101; GRAY, 1870: 84; PRITCHARD, 1979: 758
Podocnemis tracaxa – BOULENGER, 1889: 206; STRAUCH, 1890: 101, pl. II, pl. III fig. 2; GOELDI, 1905: 730; PRITCHARD, 1967: 222
Peltocephalus dumeriliana – FRÓES, 1957: 15
Peltocephalus macrocephala – FRETEY, 1975: 674
Peltocephalus tracaxus – FRETEY, 1977: 111
Peltocephalus dumerilianus – WILLIAMS, 1954b: 3, 6, 7; FRAIR et al., 1978: 142; RHODIN et al., 1978: 727; VANZOLINI, 1981a: XIX

As can be judged from the preceding list of synonyms, the history of this taxon has been complex and confused. SPIX (1824) already started the problem by describing this taxon under two different names

which, upon closer comparison of the plates (tail length), might possibly be based on a female *(E. tracaxa)* and a male *(E. macrocephala)* although the position of the cloaca in the latter is not quite clear. WAGLER (1830b) created the genus *Podocnemis* and considered *macrocephala* a synonym of *E. dumeriliana* Schweigger and at the same time considered *tracaxa* a good taxon. DUMÉRIL & BIBRON (1835) correctly assigned both SPIX-names to one taxon, which they placed in a new genus, *Peltocephalus*. Later authors differed in their opinions on the validity of the genus and most again considered the taxon under discussion as belonging to *Podocnemis,* either under the specific name *dumeriliana* or *tracaxa.* Only recently the problems pertaining to the generic position of this taxon were sorted out independently by WILLIAMS (1954b) and FRETEY (1977) on the basis of external and skeletal characters, by FRAIR et al. (1978) on the basis of blood chemistry and by RHODIN et al. (1978) on the basis of chromosomal characters. All these authors came to the conclusion that *Peltocephalus* was a valid genus (a view that we accept), differing from other South American Podocnemidae by the shape of its shell, its extremely large head without frontal furrow, its parrot-like beak and other related skull characters, its interparietal scale which is wider posteriorly than anteriorly, its single supracaudal in adults (for further information see PRITCHARD & TREBBAU: Turtles of Venezuela, in press), its unique hemoglobin polymorphism and its aberrant karyotype (lacking chromosome groups B and D [RHODIN et al., 1978]). Most authors called the taxon under consideration *Peltocephalus* or *Podocnemis dumeriliana (us).* FRETEY (1977) provided an extensive description of the types of both *E. cayennensis* Schweigger and *E. dumeriliana* Schweigger, which are still extant in the Paris museum. He pointed out that the type of *dumeriliana* was a real *Podocnemis,* quite different from *Emys tracaxa* Spix. Consequently he used the name *P. dumeriliana* in the sense of DUMÉRIL & BIBRON (1835) (who were of the opinion that *cayennensis* was the juvenile of *dumeriliana)* and considered this species different from other species of the genus occurring in French Guiana *(P. cayennensis* and *P. unifilis).* However, FRETEY (1977) himself apparently was not certain about the identity of the three *Podocnemis* taxa he distinguished and queried whether or not *unifilis* was a synonym of *cayennensis* and/or *dumeriliana.* Judging by the drawings provided by FRETEY (1977) we come to the conclusion that *cayennensis* and *dumeriliana* are not synonymous, considering the presence of a subocular scale in *dumeriliana* which is absent in *cayennensis,* and the difference in shape of the interparietals: heart-shaped, wider than long in *cayennensis,* elongate, pear-shaped in *dumeriliana.* To us this seems to indicate that *dumeriliana* is identical with the taxon described by TROSCHEL (1848) as *Podocnemis unifilis,* a conclusion also reached by GRAY (1872a: 25). PRITCHARD (1979: 758) misinterpreted FRETEY's question about the status of *unifilis* and asserted that according to FRETEY (1977) the type of *E. dumeriliana* Schweigger was identical to *P. unifilis* Troschel and that because of this the name *dumeriliana* was not available for the present taxon, which for such a long time had been known under that name. Apparently by accident PRITCHARD (1979) arrived at the right conclusion, acting on wrong assumptions. For one thing, *E. dumeriliana* is a validly described taxon which has priority over *P. unifilis* and is available for nomenclatural purposes. The logical conclusion thus would be to rename *P. unifilis,* but because this name has been used extensively and consistently since its description, it seems wisest not to do so and to ask the International Commission on Zoological Nomenclature to suppress *E. dumeriliana* Schweigger and place *P. unifilis* on the Official List of Specific Names in Zoology. This seems especially warranted because the specific name *dumeriliana* has been incorrectly and confusingly applied to two widely diverse taxa of South American Pelomedusid turtles *(Peltocephalus tracaxa* and *Podocnemis erythrocephala).* Its new association with yet another taxon *(P. unifilis)* and its eventual taking precedence over its currently accepted name, would cause even more confusion and this, for us, is the reason for the request to the Commission. As has been pointed out above we consider *E. cayennensis* Schweigger a synonym of *E. expansa* Schweigger.

Of the original three specimens of *Emys macrocephala* only two skulls are present in the Munich collection: ZSMH 15/0 (skull, lower jaw and three neck vertebrae of adult specimen [possibly ♂]) and ZSMH 17/0 (skull, without lower jaw, of adult specimen). Both specimens bear red labels on which is stated that they are: ,,Eines der Typus-Exemplare von *Emys macrocephala* Spix". On accompanying white labels the locality from which they hail is stated to be ,,Airon am Rio Yau (Nebenfluß des Rio

Negro)", exactly the locality mentioned in Spix's description and probably copied from the book. We accept these two skulls as being part of the original series of syntypes. Moreover, a complete, stuffed specimen in the Leiden collection (RMNH 6164) apparently is another syntype. This specimen agrees rather well with the description and also with Spix's illustration of *E. macrocephala,* though there are some differences, like the position of head and legs and in the borders of scales, which make it uncertain whether this specimen was depicted. It does, however, agree quite well with the illustration in having the edges of the horny shields on the carapace and plastron irregularly outlined, wavy, a character mentioned in the description (but see further below) and by not showing concentric grooves on the shields as *Tracaxa* was said and shown to have. Also, the plastron of the stuffed specimen is brown, rather than yellowish as in *Tracaxa.* There are, however, a number of discrepancies between Spix's text and his illustration, e. g. he says that in *macrocephala* there is a posterior pair of marginals (over the tail), whereas pl. IV clearly shows one large, unpaired supracaudal, exactly the situation found in RMNH 6164. Although Spix (1824: 5, 6) distinguished between *macrocephala* and *Tracaxa,* among others on the basis, that the former has two supracaudals and the latter only a single one, he also said that the total number of marginals in both was 24, which is unlikely in the case of a single supracaudal. Another discrepancy between the descriptions and the illustrations is that Spix stated that the margins of the horny shields of the carapace in *macrocephala* were 'less wavy' and in *Tracaxa* 'more wavy', whereas pls. IV and V show exactly the opposite to be true. It is difficult to explain what happened here, possibly a mixing of data took place, the text and/or the illustrations were combined with the wrong name, or Spix was just not very careful in making his descriptions. The label of RMNH 6164 provides the following information: *Emys tracaxa* et *macrocephala* Spix/ voy: Spix fl. Sălimoëns /Brésil. Although the locality (Rio Solimoës) given is the one Spix mentions for his *Emys Tracaxa,* we are inclined to disregard this, because it seems likely that a certain mixing of data took place, as evidenced by the two names (treated as synonyms) mentioned on the original label. This view is only strengthened by the discrepancies between the text and illustrations in the original publication. Moreover, all other Spix-material of reptiles and amphibians in Leiden is only provided with the data "Brésil, voy(age) Spix" and we therefore think that the more precise locality data accompanying the stuffed turtle might have been taken from Spix's book after receipt of the material as also was done in Munich. As RMNH 6164 is the most complete specimen available, we here select it as the lectotype of *Emys macrocephala* Spix, 1824, which automatically makes ZSMH 15/0 and 17/0 paralectotypes. It is rather difficult to determine the sex of RMNH 6164 because its tail has been cut open and the position of the cloaca is hardly discernable although it seems to be near the top of the tail rather than close to the edge of the plastron. However, based on the length of the tail and because the posterior part of the plastron is slightly concave, we assume that it is a male. Its meristic data are as follows: carapace, median length 382 mm, maximum length 394 mm; plastron, median length 303 mm, maximum length 328 mm; shell, height 135 mm, width 299 mm; skull, median length 124 mm, maximum width 86.5 mm. The meristic data of the two paralectotype skulls (ZSMH 15/0 and 17/0) are: length measured from the snout to the tip of the supraoccipital 154.0 mm, 141.0 mm, length measured from the snout to the condylus of the basioccipital 114.8 mm, 104.9 mm, maximum width 100.2 mm, 88.4 mm, length lower jaw 91.4 mm, —, width lower jaw 79.9 mm, —.

From Spix's (1824: 6) description it is not clear on how many specimens he based the description of *Emys Tracaxa,* he only mentioned that the species was solitary and monogamous. As we don't have an indication how to interpret this into numbers at his disposal, we assume there could have been more than one specimen. Consequently we here designate the only available specimen (ZSMH 16/0, skull and lower jaw, including hornsheaths, of an adult ♀) as lectotype of *Emys Tracaxa* Spix, 1824. This skull is provided with a red label which reads: *Podocnemis dumeriliana* (Schweigger)/Typus v. *Emys Tracaxa* Spix/Spix. Spec. nov. Test. et Ran. /pg. 6 Tab. V. The skull has a length of 128.7 mm, measured from the snout to the tip of the supraoccipital, and of 96.5 mm, measured from the snout to the condylus of the basioccipital. Its maximum width is 85.8 mm, whereas the lower jaw has a width of 69.3 mm and a length of 75.1 mm.

Phrynops rufipes (Spix)

Emys rufipes Spix, 1824: 7, pl. VI
Emys nasuta – KAUP, 1828: 1150
Rhinemys rufipes – WAGLER, 1830b: 134, pl. 3 figs. XLIII – XLV; BAUR, 1893: 213
Hydraspis rufipes – GRAY, 1831b: 41 (partly); GRAY, 1855: 56; SIEBENROCK, 1904: 24; GOELDI, 1905: 753; SIEBENROCK, 1909: 578; LUEDERWALDT, 1926: 429
Platemys rufipes – DUMÉRIL & BIBRON, 1835: 433; STRAUCH, 1865: 117
Emys platycephala – TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838: 47 (partly)
Phrynops rufipes – GRAY, 1844: 41; MÜLLER, 1935: 97; FRÓES, 1957: 20; WERMUTH & MERTENS, 1961: 334 (partly); DONOSO-BARROS, 1965: 11; MÜLLER, 1966: 373; MERTENS, 1967: 78; MEDEM, 1973: 49; WERMUTH & MERTENS, 1977: 132; PRITCHARD, 1979: 436 (figs.), 784; VANZOLINI, 1981a: XIX (partly)
Phrynops (P.) rufipes – PRITCHARD, 1967: 234

The allocation of this name has never been disputed, except by KAUP (1828), who supposed that this was a senile adult of *Phrynops nasutus* (Schweigger), and by TEMMINCK & SCHLEGEL (1838), who thought it was an adult of their (very composite) *Emys platycephala*. As was succinctly, and rather harshly, pointed out by WAGLER (1830b: 134) in a footnote, KAUP's opinion was wrong. From the footnote it can be concluded that SPIX had only one specimen of this species before him when describing it ("Am Spixischen Exemplare ist die Kralle . . ."). SIEBENROCK (1904) examined three specimens from the Vienna Museum and one from the collections of the Zoological Anatomical Institute, all collected by NATTERER (not certain for the last specimen). GOELDI (1905) stated that only three specimens of this species were known to exist in the museums of Vienna and Munich. Apparently he misinterpreted SIEBENROCK's (1904) text. MÜLLER (1966) was the first to report a recent specimen, MEDEM (1973) reported additional recent material, PRITCHARD (1979) listed all "known specimens", but neglected SIEBENROCK's (1904) paper, as he does not list the Vienna material from Marabitanos, Rio Negro and Barra do Rio Negro, Solimões. PRITCHARD (1979) also writes about "the holotype, now lost, collected by SPIX in the Rio Solimões". Fortunately this last statement is wrong, because the holotype (ZSMH 3006/0) from "Solimoens, Brasilien" has been located in the Munich collection. This specimen (♂) consists of a shell (bridge sawn through) with horny scutes, a skull + lower jaw (including hornsheath) and a complete skeleton of limbs, tail and neck. The shell agrees very well with the illustration (pl. VI) in SPIX (1824) and apparently served as the model. The carapace has a median length of 196 mm; the median length of the plastron is 151 mm, its maximum length is 175 mm. The dorsal median length of the skull is 44.4 mm (though the tip of the supraoccipital may be missing), the ventral median length (snout to condylus of basioccipital) is 43.6 mm. Maximum width of skull 37.8 mm, of lower jaw 32.9 mm, length of lower jaw 31.0 mm. MÜLLER (1935) reported that the holotype of *P. rufipes* had been skeletonised under the directorate of C. T. VON SIEBOLD (1853–1885), whose interest was mainly in comparative anatomy.

All authors agree that this is a rare species and adding the data provided by SIEBENROCK (1904) and PRITCHARD (1979) we arrive at a total of 12 specimens all from the Upper Amazon region in Colombia and Brasil. Coloured plates of living specimens are provided by MEDEM (1973) and PRITCHARD (1979).

Podocnemis erythrocephala (Spix)

Emys erythrocephala Spix, 1824: 9, pl. VII
Emys expansa – KAUP, 1828: 1150; TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838: 48 (partly)
Podocnemis expansa – WAGLER, 1830b: 135 (questionable) (by inference) (partly)
Hydraspis expansa β *erythrocephala* – GRAY, 1831b: 42
Podocnemis Dumeriliana – DUMÉRIL & BIBRON, 1835: 387 (partly); GRAY, 1844: 45 (partly); GRAY, 1855: 62 (partly); STRAUCH, 1865: 103 (partly); STRAUCH, 1890: 94 (partly); GOELDI, 1905: 726
Podocnemis dumeriliana – BOULENGER, 1889: 202 (partly)
Podocnemis erythrocephala – BAUR, 1893: 213; MITTERMEIER & WILSON, 1974: 147; MITTERMEIER, 1975: 13; WERMUTH & MERTENS, 1977: 120; SMITH, 1979: 87, 88; PRITCHARD, 1979: 606 (fig.), 754; VANZOLINI, 1981a: XIX

Podocnemis cayennensis – SIEBENROCK, 1902: 6; SIEBENROCK, 1909: 563; LUEDERWALDT, 1926: 420 (partly); MÜLLER, 1935: 97; WILLIAMS, 1954a: 282 (partly); FRÓES, 1957: 13; WERMUTH & MERTENS, 1961: 293; PRITCHARD, 1964: 30; DONOSO-BARROS, 1965: 11

There has been much confusion about the application of the name *Emys erythrocephala* Spix, and the taxon under discussion was known for many years under the name *Podocnemis cayennensis* (Schweigger), until MITTERMEIER & WILSON (1974) elucidated the situation and came to the conclusion that *cayennensis,* which was described by SCHWEIGGER (1812, 1814) as having two yellow spots on top of the head, was clearly distinct from *erythrocephala* which invariably has a broad reddish band on top of its head. Recent authors, including ourselves, adopted MITTERMEIER & WILSON's views. The correct allocation of *E. cayennensis* Schweigger was discussed under *P. expansa.*

The Munich collection contains one adult shell (ZSMH 2517/0), which, in the light of WAGLER's (1830b) remarks ("das Spixische Original...") can be considered the holotype of *E. erythrocephala* Spix, 1824. The carapace is badly to mutilated, because the part posterior to the attachment of the pelvis has been sawn off. The plastron is intact and agrees completely with the illustration in SPIX (1824: pl. VII), which apparently is a mirror image, because the aberrant outer part of one of the femorals, which in the specimen is on the left side, in the illustration is on the right side. MÜLLER (1935) reports that due to a removal and new arrangement of the material of the Munich collections, the type of *E. erythrocephala* Spix, which had been 'lost' for some time, was found again. Apparently it was a (complete?) skeleton, including the skull. At present the shell bears a label, stating that the skull was destroyed by fire, a fact already reported by MITTERMEIER & WILSON (1974). This specimen, which originally was complete (either stuffed or in alcohol), was also skeletonised under the directorate of C. T. VON SIEBOLD. Measurements of the shell: carapace, no measurements taken; plastron, median length 145 mm, maximum length 170 mm, width anteriorly of bridge 70 mm, posteriorly of bridge 75 mm, height of shell 72 mm.

Platemys platycephala (Schneider)

Emys canaliculata Spix, 1824: 10, pl. VIII
Emys martinella – KAUP, 1825: 593 (with question-mark); KAUP, 1828: 1150
Emys planiceps – KAUP, 1825: 593 (with question-mark)
Platemys planiceps – WAGLER, 1830b: 135 (by inference); GRAY, 1855: 54; STRAUCH, 1865: 114; STRAUCH, 1890: 105
Platemys canaliculata – WAGLER, 1830b: pl. 4, figs. 1–26
Hydraspis planiceps – GRAY, 1831b: 40 (partly); GRAY, 1844: 39
Platemys Martinella – DUMÉRIL & BIBRON, 1835: 407
Emys platycephala – TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838: 45 (partly)
Platemys platycephala – BOULENGER, 1889: 227; GOELDI, 1905: 754; SIEBENROCK, 1909: 580; LUEDERWALDT, 1926: 435; FRÓES, 1957: 21; WERMUTH & MERTENS, 1961: 337; PRITCHARD, 1964: 31; DONOSO-BARROS, 1965: 14; PRITCHARD, 1967: 178, 233, 234; WERMUTH & MERTENS, 1977: 133; PRITCHARD, 1979: 626, 778; VANZOLINI, 1981a: XIX

The history of the name *canaliculata* has been pretty straight forward, it was rather soon correctly synonymised with *platycephala.* Of the original four specimens on which SPIX reported only, one fragile and incomplete skeleton of a half-grown specimen is still extant. This specimen (ZSMH 3007/0) is here selected as lectotype of *Emys canaliculata* Spix, 1824. Measurements: carapace, length (median and maximum) 88 mm; plastron, median length 78 mm, maximum length 83 mm, width anteriorly of bridge 46.1 mm, posteriorly of bridge 44 mm; lateral length of skull 20.7 mm, from snout to tip supraoccipital 19.5 mm, from snout to condylus of basioccipital 20.3 mm. The lower jaw is missing, as are parts of the limbs and the pelvis. In the posterior part of the plastron, completely separating the hypoplastra and separating the posterior parts of the hyoplastra, there is an oval, unossified area, which indicates the relatively young age of the specimen. Most likely this specimen was not the basis for SPIX's pl. VIII.

Rhinoclemmys p. punctularia (Daudin)

Emys dorsualis Spix, 1824: 11, pl. IX figs. 1, 2
Emys punctularia – KAUP, 1825: 593; KAUP, 1828: 1151; TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838: 55
Clemmys dorsata – WAGLER, 1830b: 136 (by inference)
Emys scabra – GRAY, 1831b: 24; GRAY, 1844: 20
Emys Punctularia – DUMÉRIL & BIBRON, 1835: 243
Emys dorsalis – GRAY, 1855: 32 (partly, questionable)
Clemmys punctularia – STRAUCH, 1865: 79
Nicoria punctularia – BOULENGER, 1889: 123; SIEBENROCK, 1904: 5; GOELDI, 1905: 711
Geoemyda punctularia – SIEBENROCK, 1909: 497; PRITCHARD, 1964: 24
Geomyda punctularia – LUEDERWALDT, 1926: 414
Rhinoclemmys p. punctularia – FRÓES, 1957: 9; FRETEY et al., 1977: 66; SMITH, 1978: 93; VANZOLINI, 1981a: XIX
Geoemyda p. punctularia – WERMUTH & MERTENS, 1961: 93; DONOSO-BARROS, 1965: 3; PRITCHARD, 1967: 98, 109; FRETEY, 1975: 674
Callopsis p. punctularia – SMITH et al., 1976: 216; FRETEY, 1977: 80; ERNST, 1978: 122
Rhinoclemys punctularia – PRITCHARD, 1979: 182

The nomenclatural history of this taxon has been extensively dealt with by FRETEY et al. (1977), whereas SMITH (1978) and SMITH et al. (1976) dealt with the generic nomenclature.

The allocation of *E. dorsualis* Spix to *punctularia* has hardly ever been doubted and was established directly after publication of the name. GRAY (1855) supposed it to be the juvenile of a different species and the same author in 1870 (p. 32) repeats that *E. dorsalis* Spix seems to be different from the species described under *Rhinoclemmys* (including *punctularia*). The original description was based on two juvenile specimens, of which only one could be retraced in Munich. It is a juvenile (ZSMH 2424/0) preserved in alcohol which is not accompanied by an old label but only by a new one stating that it is the type of *Emys dorsualis* Spix, from Brazil, collected by SPIX. The specimen agrees well with the description and with the illustration (about natural size), although the head-pattern as depicted in Pl. IX fig. 1 does not completely agree with reality. In the illustration there is a yellowish stripe from the left hand side of the head, continuous via the tip of the snout to over the right eye. In reality there is a light stripe on each side of the head, ending medially of the eyes, whereas the light area on the snout most probably is due to abrasion. The meristic data of this specimen, here designated as lectotype of *Emys dorsualis* Spix, 1824, is as follows: carapace, median length 81 mm, maximum length 83.4 mm, width 58.2 mm; plastron, median length 72.2 mm, maximum length 75 mm; height of shell 30.3 mm; skull, lateral length 21.1 mm, width 13.2 mm.

Phrynops gibbus (Schweigger)

Emys stenops Spix, 1824: 12, pl. IX figs. 3, 4
Emys nasuta – KAUP, 1828: 1151
Rhinemys nasuta – WAGLER, 1830b: 134
Hydraspis rufipes – GRAY, 1831b: 41 (partly, with question-mark)
Platemys Miliusii DUMÉRIL & BIBRON, 1835: 431 (with question-mark); STRAUCH, 1865: 117
Emys platycephala – TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838: 47 (partly)
Phrynops ? Miliusii – GRAY, 1844: 42
Hydraspis Miliusii – GRAY, 1855: 56
Mesoclemmys gibba – LUEDERWALDT, 1926: 428; PRITCHARD, 1964: 32
Batrachemys nasuta – FRÓES, 1957: 18 (partly)
Phrynops rufipes – WERMUTH & MERTENS, 1961: 334 (partly, with question-mark); VANZOLINI, 1981a: XIX (partly)
Mesoclemmys giba (sic!) – DONOSO-BARROS, 1965: 13
Phrynops (Mesoclemmys) gibba – PRITCHARD, 1967: 174, 235; PRITCHARD, 1979: 782
Phrynops gibba – PRITCHARD, 1979: 432, 433, 622
Phrynops nasutus – MERTENS, 1970: 19 (partly, with question-mark)

Phrynops gibbus – BOUR, 1973: 178; WERMUTH & MERTENS, 1977: 131; MITTERMEIER et al., 1978: 94
Phrynops (Mesoclemmys) gibbus – FRETEY, 1975: 674; FRETEY, 1977: 138

The allocation of *E. stenops* has been problematical from the beginning, as is evident from the list of synonyms above. Most authors agreed that it either belonged to *Phrynops nasutus* or *P. gibbus* with the notable exception of WERMUTH & MERTENS (1961) who considered it (provided with a question-mark) a synonym of *P. rufipes,* and in this opinion were followed by VANZOLINI (1981a). This view strongly differs from the current opinion. Nearly general agreement on the allocation of *stenops* was reached after BOUR's (1973) paper on *Phrynops,* in which he studied several old types (e. g. those of *E. nasuta, E. gibba* and *Platemys Miliusii).* BOUR came to the conclusion that both *stenops* and *Miliusii* were synonyms of *gibbus,* which is distinct from *nasutus.* He repeated this view later in MITTERMEIER et al. (1978: 95) and refuted FRETEY's (1977) opinion that *P. gibbus* and *P. miliusii* were distinct taxa. This seems the appropriate place to point out that though FRETEY (1975, 1977) is of the opinion that in French Guiana three species of *Phrynops (Mesoclemmys)* exist, viz., *P. (M.) gibbus, P. (M.) miliusii* and *P. (M.)* sp., only one, viz., *P. (M.) gibbus* is present, the other two being synonymous with it. The synonymisation of *miliusii* has already been dealt with quite competently by BOUR (1973). We here synonymise *Phrynops (Mesoclemmys)* sp. of FRETEY (1975, 1977) with *P. gibbus,* because the differentiating characters mentioned by him (FRETEY, 1979: 149) in our opinion are nothing but individual variations viz., presence of an inframarginal on each side, form of nuchal, extension of V5 between supracaudals. E. g. a specimen of *P. gibbus* captured in Surinam (field no. MSH 1975–301, in collection of RMNH) has a single inframarginal on the right side, none on the left; in a specimen from Venezuela (Zoological Museum Amsterdam 15 147b) V5 has the form as described by FRETEY (1977), whereas in all specimens examined the form of the nuchal is very variable.

SPIX (1824) based his description of *E. stenops* on a single juvenile specimen, which is ably, and in our opinion a little bit idealized, depicted in Pl. IX figs. 3 and 4. The holotype is still extant, it is a recently hatched juvenile (ZSMH 2454/0) preserved in alcohol, which on its label is identified as the type of *Emys stenops* Spix, 1824, collected by SPIX in Brazil. The specimen is in poor (strongly desiccated) condition. The umbilical scar is still very well visible, as is the transverse fold in the plastron (both not depicted). The configuration of the scales on the head, carapace (six instead of five centrals) and plastron (as far as could be ascertained) agrees with that in the figures. The meristic data of the holotype is as follows: median length of plastron 37 mm, maximum length 39 mm; the carapace is too creased to make reliable measurements; head, lateral length 18.8 mm, width 14 mm. The size of the head agrees with that in the figures (natural size), but there is a discrepancy in the size of the shell, which in the figures is much larger than in the specimen (not even identical in the two figures), and the same applies to the measurements given in the text (at least, when our assumption that a Paris foot = 324.8 mm is correct). Whether these differences can be attributed to shrivelling due to desiccation, or are to be blamed on inaccuracy on SPIX's part, remains debatable.

Mauremys leprosa (Schweigger)

Emys marmorea Spix, 1824: 13, pl. X; Gray, 1831b: 25
Emys picta – KAUP, 1828: 1151
Clemmys picta – WAGLER, 1830b: 137 (by inference)
Emys Marmorea – DUMÉRIL & BIBRON, 1835: 248
Emys vulgaris – TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838: 53 (partly)
Emys Caspica – GRAY, 1844: 19; GRAY, 1855: 22
Clemmys marmorea – STRAUCH, 1865: 75
Clemmys leprosa – BOULENGER, 1889 :105
Clemmys caspica leprosa – MERTENS & WERMUTH, 1960: 62; WERMUTH & MERTENS, 1961: 59
Mauremys caspica leprosa – WERMUTH & MERTENS, 1977: 48; VANZOLINI, 1981a: XIX
Mauremys leprosa – BUSACK & ERNST, 1980: 255

Temminck & Schlegel (1838) suggested that this was an European form (and probably wrote in the RMNH copy of Spix (1824): "vulgaris ind. de l'Espagne"), a view accepted by most authors, though Strauch (1865) still hesitated to place it in the synonymy of *leprosa*. The taxonomic status of *leprosa* has been subject to much dispute but recent results of protein variation studies (Busack & Ernst, 1980), indicated that *leprosa* was a valid species, different from *caspica*.

Unfortunately no material of this species collected by Spix, could be retraced and the type(s) seem(s) to have been destroyed.

Chelus fimbriatus (Schneider)

Chelys matamata – Spix, 1824: 15; Temminck & Schlegel, 1838: 42
Chelys fimbriata – Spix, 1824: pl. XI; Wagler, 1830b: 134; Temminck & Schlegel, 1838: 42; Strauch, 1865: 121; Boulenger, 1889: 209; Goeldi, 1905: 746; Luederwaldt, 1926: 426; Pritchard, 1964: 31
Chelys Matamata – Wagler, 1830b: pl. 3 figs. I–XXIV; Gray, 1831b: 43; Duméril & Bibron, 1835: 455; Gray, 1844: 44; Gray, 1855: 60
Chelus fimbriatus – Fróes, 1957: 16; Wermuth & Mertens, 1961: 313; Donoso-Barros, 1965: 12; Fretey, 1975: 674; Fretey, 1977: 121; Wermuth & Mertens, 1977: 125; Pritchard, 1979: 429, 432, 618, 772; Vanzolini, 1981a: XIX

Spix (1824) reported this species under two different names. In the text he used *Chelys matamata* and *C. fimbriata* in the caption of pl. XI. Both names were used extensively by earlier authors. Though Spix (1824) does not refer to earlier authors we are convinced these names were taken from the literature and do not constitute new names proposed by Spix, as the title of the book would suggest. This view seems to be in contradiction with our reasoning regarding other names (e. g. *Caecilia annulata)* but as here it concerns a bizarre and well known animal, we assume that Spix took the names from literature. Moreover, it would be too much of a coincidence when Spix (1824) had coined two junior primary homonyms for one species at the same time.

Of the six specimens mentioned by Spix (1824), only two are (partially) left: ZSMH 3015/0, a complete skeleton, and ZSMH 3019/0, an incomplete skull (lower jaw, supraocular, maxillary and premaxillary missing). Judging by the shape of the plastron, ZSMH 3015/0 is not the specimen depicted by Spix (1824).

Kinosternon s. scorpioides (L.)

Kinosternon longicaudatum Spix, 1824: 17, pl. XII
Kinosternon brevicaudatum Spix, 1824: 18, pl. XIII
Emys scorpioides – Kaup, 1828: 1151; Temminck & Schlegel, 1838: 60
Emys odorata – Kaup, 1828: 1151
Cinosternon scorpioidea – Wagler, 1830b: 137, pl. 5 fig. XXXI
Kinosternon scorpioides – Gray, 1831b: 34 (with question-mark); Gray, 1844: 32; Gray, 1855: 44; Pritchard, 1964: 25; Vanzolini et al., 1980: 139
Cinosternon Scorpioides – Duméril & Bibron, 1835: 363
Cinosternon scorpioides – Strauch, 1865: 97; Strauch, 1890: 90
Cinosternon longicaudatum – Strauch, 1865: 98
Swanka longicaudatum – Gray, 1870: 69
Cinosternum scorpioides – Boulenger, 1889: 41; Siebenrock, 1904: 4; Goeldi, 1905: 709
Cinosternum scorpioides var. *integrum* – Luederwaldt, 1926: 411
Kinosternon scorpioides integrum – Fróes, 1957: 7
Kinosternon s. scorpioides – Wermuth & Mertens, 1961: 25; Donoso-Barros, 1965: 2; Pritchard, 1967: 37, 42; Fretey, 1975: 674; Fretey, 1977: 67; Wermuth & Mertens, 1977: 8; Pritchard, 1979: 490, 529; Vanzolini, 1981a: XIX

Shortly after their description it was evident that both *longicaudatum* and *brevicaudatum* were synonyms of *scorpioides* since Wagler (1830b) pointed out that the first was the male, and the second the

female of *scorpioides,* a view repeated by Duméril & Bibron (1835). Consequently Goeldi (1905) erroneously attributed this discovery to Duméril & Bibron.

At present only the two specimens that served for the description of *K. longicaudatum* are present in the Munich collection. No trace could be found, of the type(s?) of *K. brevicaudatum* either in the collection, or in the old catalogue. The two syntypes of *K. longicaudatum* are ZSMH 2375/0 (adult ♂, preserved in alcohol) and ZSMH 3000/0 (adult ♂, complete skeleton). The size of ZSMH 3000/0 agrees well with that of the specimen described and figured by Spix (1824), ZSMH 2375/0 is distinctly larger. However, as ZSMH 2375/0 is still complete and ZSMH 3000/0 only represents part of the original animal, we here select ZSMH 2375/0 as lectotype of *Kinosternon longicaudatum* Spix, 1824, and ZSMH 3000/0 automatically becomes a paralectotype. The meristic data for lecto- and paralectotype are, respectively: carapace, median length 152 mm, 143 mm, maximum length 153 mm, 144 mm; plastron, median length 125 mm, ± 118 mm; head, lateral length 41.2 mm, 39.3 (skull) mm, width 31.5 mm, 29.8 mm.

Geochelone (Chelonoidis) denticulata (L.)

Testudo Hercules Spix, 1824: 20, pl. XIV; Gray, 1831b: 9 (partly)
Testudo sculpta Spix, 1824: 21, pl. XV
Testudo Cagado Spix, 1824: 23, pl. XVII
Testudo denticulata – Kaup, 1825: 593; Kaup, 1828: 1151; Wermuth & Mertens, 1961: 189; Pritchard, 1964: 22
Testudo tabulata – Wagler, 1830b: 138 (partly), pl. 6 fig. IX; Gray, 1831b: 10 (partly); Temminck & Schlegel, 1838: 69 (partly); Gray, 1844: 10 (partly); Gray, 1855: 5 (partly); Strauch, 1865: 26; Siebenrock, 1904: 6 (partly); Goeldi, 1905: 712 (partly); Luederwaldt, 1926: 414 (partly)
Testudo Tabulata – Duméril & Bibron, 1835: 89
Testudo carbonaria – Duméril & Bibron, 1835: 99 (partly: synonyms *T. cagado, T. Hercules);* Strauch, 1865: 27 (partly: synonym *T. Cagado*)
Chelonoidis denticulata – Fróes, 1957: 9 (partly)
Geochelone denticulata – Williams, 1960: 2; Donoso-Barros, 1965: 6; Pritchard, 1967: 122, 123, 152; Vanzolini, 1981a: XIX
Geochelone (Chelonoidis) denticulata – Fretey, 1975: 674; Fretey, 1977: 53; Pritchard, 1979: 323, 570, 571
Testudo (Chelonoidis) denticulata – Wermuth & Mertens, 1977: 78

For a long time the nomenclature of this species was confused and usually this and the following species were considered conspecific, until Williams (1960) pointed out the many morphological differences between the two. To this can be added ecological differences: in Surinam *G. denticulata* is restricted to rain forest areas, whereas *G. carbonaria* can be found both on savannas (where it is the only tortoise present, and where it seems to be much more numerous than in any other habitat) and in the rain forest, where it can be microsympatric with *G. denticulata.*

The three names Spix (1824) used for this taxon describe several stages in the development: *T. sculpta* apparently fits the juveniles and half-growns, *T. Hercules* and *T. Cagado* are based on adults. Only four of the original five syntypes of *T. sculpta* are extant in Munich. Three of them (ZSMH 2753/0, juveniles) are preserved in alcohol, one (ZSMH 2738/0, half-grown) is a dry, bony shell, without skull and skeleton, of which the horny scutes have come off and partly are lost. Comparison of pl. XV with ZSMH 2738/0 makes clear that this specimen probably served as model. This conclusion is based on the presence of a light spot (smooth area) in the central area (= original juvenile scute) of the first right lateral. The shell is larger than in the illustration and smaller than in the description, but this does not have to mean much, because apparently one of the syntypes is missing and this could have been used for the description (which Spix apparently based on a single individual only, even when more were available). The meristic data of the four specimens available (respectively ZSMH 2738/0, 2753/0 A, B, C) is: carapace, median length 122.0 mm, 101.3 mm, 77.3 mm, 66.4 mm, maximum length 126.5 mm, 104.4 mm, 79.5 mm, 69.1 mm, width ± 99 mm, 87.3 mm, 65.3 mm, 59.3 mm; plastron, median length 111.3 mm, 87.1 mm, 67.1 mm, 58.7 mm, maximum length 118.0 mm, 93.6 mm, 70.5 mm,

62.9 mm; shell height ± 53.5 mm, 51.8 mm, 32.6 mm, 29.8 mm; head, lateral length –, 26.7 mm, 20.9 mm, 18.3 mm, width –, 20.1 mm, 15.2 mm, 14.0 mm. Although ZSMH 2738/0 has been figured, we prefer to select ZSMH 2753/0 A (specimen with circular hole in supracaudal) as lectotype of *Testudo sculpta* Spix, 1824, because it is more complete than ZSMH 2738/0, which has only been partially preserved.

No type specimen of *T. Cagado* is extant, but the description and the illustration of this nominal taxon leave no doubt that it is *T. denticulata.* In the old catalogue of the Munich museum there is no mention of the type-specimen of *T. Cagado,* so this probably was already lost before the beginning of this century.

ZSMH 3093/0 (a bony shell) bears a red label stating that this is a 'type', but not stating of which taxon. Another label states that it is *Testudo denticulata* Linné, without locality but probably collected by Spix. Originally it was supposed to be the type of *T. Hercules* Spix, but upon closer examination of the figure it soon becomes clear that this shell did not belong to the specimen that served as model for the illustration of *T. Hercules* since the shape is completely different: it does not flare above the hindlimbs and it is not as strongly arched as in the figure. Because of the doubtful provenance of this specimen and because of the inconsistencies with the illustration, we prefer not to regard this specimen as the (?) type of *T. Hercules* and consequently we must assume that the type-material is lost.

Geochelone (Chelonoidis) carbonaria (Spix)

Testudo carbonaria Spix, 1824: 22, pl. XVI; Duméril & Bibron, 1835: 99 (partly, excepting synonyms *T. cagado* and *T. Hercules);* Strauch, 1865: 26 (partly, excepting synonym *T. Cagado);* Wermuth & Mertens, 1961: 189; Pritchard, 1964: 23

Testudo tabulata – Kaup, 1825: 593 (partly); Kaup, 1828: 1151; Wagler, 1830b: 138 (partly); Temminck & Schlegel, 1838: 18 (partly); Gray, 1844: 5 (partly); Gray, 1855: 5 (partly); Siebenrock, 1904: 6 (partly); Goeldi, 1905: 712 (partly); Luederwaldt, 1926: 414 (partly)

Testudo Boiei Wagler, 1830a: pl. XIII; Wagler, 1830b: 138, pl. 6 figs. VII–VIII

Testudo Hercules – Gray, 1831b: 9 (partly)

Chelonoidis denticulata – Fróes, 1957: 9 (partly)

Geochelone carbonaria – Williams, 1960: 2; Donoso-Barros, 1965: 6; Pritchard, 1967: 122, 123, 153; Vanzolini, 1981a: XIX

Geochelone (Chelonoidis) carbonaria – Fretey, 1975: 674; Fretey, 1977: 44; Pritchard, 1979: 326, 332, 570, 571

Testudo (Chelonoidis) carbonaria – Wermuth & Mertens, 1977: 78

There has been much misinterpretation of this species and until recently it was treated as a synonym or a variety of *G. denticulata.* Williams (1960) clearly pointed out the differences between the two taxa and since then they have been treated separately. Unfortunately no type-material, neither of *T. carbonaria* Spix, 1824, nor of *T. Boiei* Wagler, 1830 could be located, but the fine drawings of the specimens of both nominal taxa provided by Spix (1824) and Wagler (1830a) respectively leave no doubt as to their identity. Nevertheless it seems useful, in the light of past disputes, to select lectotypes for both names. We here select pl. XVI in Spix (1824) as lectotype of *Testudo carbonaria* Spix, 1824 and pl. XIII in Wagler (1830a) as lectotype of *Testudo Boiei* Wagler, 1830.

In the old catalogue of the Munich museum no *T. carbonaria* collected by Spix is mentioned, so possibly the type (s?) was (were?) already lost before the catalogue was prepared in the early years of this century.

Amphibia
Anura

Leptodactylus pentadactylus (Laur.)

Rana gigas Spix, 1824: 25, pl. I
Rana coriacea Spix, 1824: 29, pl. V fig. 2
Cystignathus pachypus – WAGLER, 1830a: text of pl. XXI (partly); WAGLER, 1830b: 203 (partly)
Rana pachypus – TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838: 106 (partly)
Cystignathus ocellatus – TSCHUDI, 1838: 38 (partly), 78 (partly); DUMÉRIL & BIBRON, 1841: 396 (partly)
Cystignathus pentadactylus – PETERS, 1873a: 197, 225 (partly)
Rana pentadactyla – PETERS, 1873a: 205
Leptodactylus pentadactylus – NIEDEN, 1923: 472 (partly); LUTZ, 1926a: 143 (partly), 162 (partly), pl. 30 figs. 1, 2, pl. 36 fig. 2; MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 147 (partly), 219 (partly); LUTZ, 1930: 31; HEYER, 1979: 26; VANZOLINI, 1981a: XIX
Leptodactylus pentadectylus (sic!) – MIRANDA-RIBEIRO, 1927: 131 (partly)
Leptodactylus p. pentadactylus – MÜLLER, 1927: 279; GORHAM, 1966: 134; BOKERMANN, 1966: 89

Unfortunately the types of *R. gigas* Spix, 1824 and *R. coriacea* Spix, 1824 have been destroyed during World War II. PETERS (1873a) and MÜLLER (1927) examined and described the type of *R. gigas*, which in their opinion was *L. pentadactylus*. According to the old catalogue of the Munich museum the type was catalogued under ZSMH 89/1921.

According to WAGLER (1830b) the description of *R. coriacea* was based on a specimen without epidermis. PETERS (1873a) also examined the type specimen of *R. coriacea* (now lost, formerly under ZSMH 2502/0) and compared it with the type of *R. gigas*. According to him part of the epidermis of *coriacea* had been lost, but it was still evident that *gigas* and *coriacea* were conspecific and represented respectively female and male of *pentadactylus*. PETERS' (1873a) conclusions were adopted by HEYER (1979), who reported both types to be lost.

Leptodactylus ocellatus (L.)

Rana pachypus Spix, 1824: 26, pl. II figs. 1, 2; WIED, 1825: 540; TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838: 106 (partly)
Rana pachypus variet. 1 Spix, 1824: 26
Rana pagypus Spix, 1824: pl. III fig. 2
Rana pygmaea Spix, 1824: 30, pl. VI fig. 2
Cystignathus pachypus – WAGLER, 1830a: pl. XXI, text of pl. XXI (partly, excluding synonyms *R. gigas* and *R. coriacea);* WAGLER, 1830b: 203 (partly); PETERS, 1873a: 206
Cystignathus sibilatrix – WAGLER, 1830b: 203 (partly)
Cystignathus ocellatus – TSCHUDI, 1838: 38 (partly), 78 (partly); DUMÉRIL & BIBRON, 1841: 396 (partly); PETERS, 1873a: 199, 225
Elosia nasuta – TSCHUDI, 1838: 36 (partly), 77 (partly)
Leptodactylus ocellatus – MÉHELŸ, 1904: 223; NIEDEN, 1923: 490; LUTZ, 1926a: 144, 164, pl. 31 fig. 3, 4; MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 146, 218; MIRANDA-RIBEIRO, 1927: 128; LUTZ, 1930: 30 (partly); COCHRAN, 1955: 315; GALLARDO, 1964: 376; CEI, 1980: 344; VANZOLINI, 1981a: XIX (partly)
Leptodactylus o. ocellatus – GORHAM, 1966: 133

There was much discussion about the true identity of *R. pachypus* Spix, 1824 and *R. pygmaea* Spix, 1824, until PETERS (1873a) settled the matter by comparing the types of *pachypus* with the type of *R. ocellata* L. and found them to be identical. In the same paper PETERS stated that *pygmaea* was a juvenile *pachypus*. It should be stated here that the male depicted by WAGLER (1830a: pl. XXI fig. 1) apparently is the same specimen figured by SPIX (1824: pl. II fig. 1), which can be recognised by the butterfly-shaped figure between the eyes. Of the original ten specimens seen by SPIX (1824) only two, a male and a female (ZSMH 122/0, s-v length: ♂, 118 mm, ♀, 90 mm) are still extant. With the specimens is an old handwritten, parchment label, stating: "*Rana pachypus*/ SPIX. Ran. Brasil t./ 2.- NEUW. Beytr. zur/ Naturg. Brasil. 1 S. 540/ Brasilia/ (Iter SPIX)/ Specimen pedib. ant. crassis/♂, pedib. an-

tior. gracili:/ bus♀". Both specimens agree well with the description, though they probably did not serve as model for plate II (Spix, 1824). The male has two dark spots between the eye, instead of a butterfly-shaped marking as figured. The venter of the female is too non-descript to allow for positive identification. We here designate ZSMH 122/0 A (male with strongly developed forelimbs and two copulatory warts on each thumb) as lectotype of *Rana pachypus* Spix, 1824. ZSMH 122/0 B (female) automatically becomes a paralectotype. No specimen(s) of *R. pygmaea* could be found, neither is it mentioned in the old catalogue of the Munich museum.

Wagler (1830a) stated that several specimens were exchanged with the Leiden museum. At present no Spix material of this species is listed in the RMNH collection. However, RMNH 2041, from 'Brésil' and preserved in alcohol, might be one of the specimens received from Munich, though on the labels ("*Rana ocellata*/ *Rana pachypus* Spix/ Brésil") there is no indication that this specimen indeed was collected by Spix and received from Munich. Unfortunately, the RMNH correspondence with Munich/ Spix is no longer complete and the list with reptiles and amphibians received from Munich is lacking. Neither could it or a copy be found in Munich. For the time being we assume that RMNH 2041 possibly was part of the Spix type material, but we refrain from considering it a syntype.

Apart from ZSMH 122/0 Cochran (1955) in her list of material mentioned ZSMH 117/0, according to the old catalogue of the Munich museum also a syntype, but this specimen apparently has been destroyed.

ZSMH 2511/0, identified as *L. ocellatus,* according to two labels comes from Rio de Janeiro, Brasil, and was collected by Spix. One of the labels states "Typus von: *Rana pachypus* Spix", the second label states "Typus von: *Rana pachypus* Spix", the second label states "*Rana pachypus*" Spix/ Typus?", whereas a third label (written in pencil) states "Überprüfen ob dies/ Typus ex von *Rana*/ *pachypus* Spix ist". Apparently there was a lot of uncertainty about this specimen, and correctly so, because it is an Asian *Rana macrodon* Tschudi. It certainly is not part of the type-series of *R. pachypus* Spix, but it is not known when the labels and the specimen became associated.

Under the name *R. pachypus,* Spix (1824) described two varieties. The first one, from Bahia, which according to Peters (1873a) is a juvenile *L. ocellatus,* is figured on pl. III fig. 2 (note that the caption of this plate is wrong, it should be "2. *Rana pagypus* juv. *Rana mystacea* 1 mas. 3 foem?" according to pencilled corrections in the Munich copy of Spix (1824), as mentioned already by Méhelý (1904: 219) in a footnote and as is evident from Spix's text). Unfortunately this specimen can no longer be traced in Munich, but we accept Peters' (1873a) identification. Formerly it was registered under ZSMH 2503/0.

Spix (1824) described, but did not figure, a second variety of *R. pachypus,* which in our opinion does not belong to *L. ocellatus* but to *L. fuscus* and is discussed in the next section.

Leptodactylus fuscus (L.)

Rana pachypus Variet. 2 Spix, 1824: 26; Temminck & Schlegel, 1838: 106 (partly)
Cystignathus mystaceus – Wagler, 1830b: 203 (partly) (by inference)
Cystignathus ocellatus – Tschudi, 1838: 38 (partly), 78 (partly); Duméril & Bibron, 1841: 396 (partly)
Rana (Cystignathus) typhonia – Peters, 1873a: 199, 201 (partly); Méhelý, 1904: 219
Cystignathus typhonius – Peters, 1873a: 225 (partly)
Leptodactylus typhonius – Méhelý, 1904: 222 (partly); Nieden, 1923: 486 (partly), Miranda-Ribeiro, 1926: 218
Leptodactylus sibilator – Gorham, 1966: 139
Leptodactylus fuscus – Heyer, 1968: 162; Heyer, 1978: 50
Leptodactylus ocellatus – Vanzolini, 1981a: XIX (partly)

Most authors overlooked Spix's second variety of *R. pachypus* and did not bother to list it. Peters (1873a) examined the type-specimen and came to the conclusion that it was *Cystignathus typhonius* (= *L. fuscus),* a conclusion we can fully endorse in the light of Spix's statement that six longitudinal folds were present. Apparently Peters' (1873a) remarks were overlooked by Heyer (1978) in his review of the *L. fuscus* group as he does not comment on it, nor includes the citation in his synonymy of *L. fuscus.* The type-specimen unfortunately is no longer extant.

Leptodactylus mystaceus (Spix)

Rana mystacea Spix, 1824: 27 (partly), pl. III fig. 1
Cystignathus mystaceus – WAGLER, 1830b: 203 (partly) (by inference)
Cystignathus ocellatus – TSCHUDI, 1838; 38 (partly), 78 (partly); DUMÉRIL & BIBRON, 1841: 396 (partly)
Rana (Cystignathus) typhonia – PETERS, 1873a: 201 (partly)
Cystignathus typhonius – PETERS, 1873a: 225 (partly)
Leptodactylus mystaceus – MÉHELŸ, 1904: 219 (partly); NIEDEN, 1923: 487 (partly); MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 217; GORHAM, 1966: 132 (partly); BOKERMANN, 1966: 90 (partly); VANZOLINI, 1981a: XIX (partly)
Leptodactylus amazonicus Heyer, 1978: 38

Unfortunately the two syntypes of SPIX's *Rana mystacea* no longer are extant, they where formerly catalogued as ZSMH 2504/0 („*Leptodactylus typhonius* (Daud), prope flumen Solimoens, SPIX, Typus v. *Rana mystacea* ♂") and ZSMH 2505/0 („*Leptodactylus mystaceus* Spix, Bahia, SPIX, Typus v. *Rana mystacea* ♀"). HEYER (1978) assumed that PETERS was the last person to examine these types before their destruction, but they were also studied by MÉHELŸ (1904: 222), whereas COCHRAN (1955) during her visit to Munich in 1938 at least examined ZSMH 2505/0. Unfortunately neither of these authors provided a description of the specimens, MÉHELŸ (1904) only made several comparative remarks about them when describing his *L. mystaceus*, which no doubt was another distinct species of the *fuscus*-group (either *bufonius*, *elenae*, *fuscus*, *gracilis*, *latinasus* or *mystacinus*, but most probably *elenae*). PETERS (1873a) was of the opinion that both specimens mentioned and illustrated by SPIX (1824) were *L. fuscus* and noted that SPIX had confused the sexes, according to PETERS the specimen from Bahia (SPIX, 1824: pl. III fig. 3) was a male with external vocal sacs and that from the Rio Solimões (SPIX, 1824: pl. III fig. 1) a female. PETERS' (1873a) opinion about the identification was not shared by MÉHELŸ (1904), NIEDEN (1923) and MIRANDA-RIBEIROS (1926), who thought that *Rana mystacea* Spix was composed of true *L. mystaceus* (SPIX, 1824: pl. III fig. 1) and *L. typhonius* (SPIX, 1824: pl. III fig. 3). MÉHELŸ (1904: 222), who actually examined the SPIX types and called attention to the mistakes in the caption of pl. III (see above, under *L. ocellatus*), reported (as did PETERS (1873a) previously) that the specimen figured in pl. III fig. 3 was an adult male with black external vocal sacs (a fact also mentioned by SPIX (1824)) and stated that the specimen figured in fig. 1 pl. III "is the type of SPIX's *Rana mystacea*", which in fact constitutes a lectotype designation. The black vocal sacs in our opinion possibly also might point to e. g. *L. fuscus* rather than to *L. mystaceus* as understood by HEYER (1978), or rather *L. spixi* Heyer as he (HEYER, 1983) renamed the "east coast *mystaceus*" after we informed him of MÉHELŸ's (1904) lectotype selection. Unfortunately, HEYER (1978) hardly mentions any characters that cannot be easily computerised (as apparently is the case with the colour of external vocal sacs) and consequently the rather scanty 'diagnoses' of the different species do not give a clue as to the state of this character in most species. Also, HEYER (1983) does not say anything about this character in his description of *L. spixi*. However, accepting HEYER's (1978: 30) statement that in coastal Bahia only a single species of this group of frogs is found, combined with VANZOLINI's (1981a: XXIV) reasoning that with Bahia SPIX meant the city of Salvador, we have to conclude that SPIX's (1824) pl. III fig. 3 cannot represent anything but *L. spixi* Heyer. Consequently, we can add to the description of *L. spixi* that males have black external vocal sacs.

Leptodactylus spixi Heyer

Rana mystacea Spix, 1824: 27 (partly), pl. III fig. 3
Cystignathus mystaceus – WAGLER, 1830b: 203 (partly) (by inference)
Cystignathus ocellatus – TSCHUDI, 1838: 38 (partly), 78 (partly); DUMÉRIL & BIBRON, 1841: 396 (partly)
Rana (Cystignathus) typhonia – PETERS, 1873a: 201 (partly); MÉHELŸ, 1904: 219
Cystignathus typhonius – PETERS, 1873a: 225 (partly)
Leptodactylus typhonius – MÉHELŸ, 1904: 222 (partly); NIEDEN, 1923: 486 (partly); MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 218 (partly)

Leptodactylus mystaceus – COCHRAN, 1955: 310 (partly); GORHAM, 1966: 132 (partly); BOKERMANN, 1966: 90 (partly); HEYER, 1978: 30, 64; VANZOLINI, 1981a: XIX (partly)
Leptodactylus spixi Heyer, 1983: 270

As stated above (under *L. mystaceus)* there have been many problems in the past concerning the correct identification of the specimen from Bahia, described by SPIX (1824) as *Rana mystacea* and figured in pl. III fig. 3 of his book, and the synonymy presented here reflects this. HEYER (1978: 30) "choose the specimen figured in figure 3, plate 3 as the name bearer of *mystacea*", which in fact was a lectotype selection. As a result of this he gave a new name to the Central Amazonian *mystaceus: L. amazonicus.* However, as explained above, the name *mystacea* had already been associated with the other specimen mentioned under the description of *Rana mystacea* (from the Solimões and figured in pl. III fig. 1) by MÉHELŸ (1904), so HEYER's (1978) action of restricting the name *mystacea* to his "east coast *mystaceus*" was wrong. Consequently HEYER (1983) corrected his views, placed *L. amazonicus* in the synonymy of *L. mystaceus* (Spix) and described the "east coast *mystaceus*" or *L. mystaceus* sensu HEYER, 1978 under the name *L. spixi* Heyer (1983). For additional remarks see under *L. mystaceus.*

Ceratophrys cornuta (L.)

Rana megastoma Spix, 1824: 27, pl. IV fig. 1
Stombus megastomus – GRAVENHORST, 1825: 921
Ceratophrys dorsatus Wied, 1825: 576 (partly)
Ceratophris Spixii Cuvier, 1829: 106
Ceratophrys dorsata – WAGLER, 1830a: text of pl. XXII (partly), pl. XXII figs. 1, 2; WAGLER, 1830b: 204 (partly); WIED, 1822–1831: text of pl. 58(A) (partly)
Phrynoceros Vaillanti – TSCHUDI, 1838: 82
Ceratophrys cornuta – SCHLEGEL, 1837–1844: 29, pl. 10 figs. 1, 2; PETERS, 1873a: 203, 225; BOULENGER, 1882: 224; NIEDEN, 1923: 381; MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 127, 213; GORHAM, 1966: 37; BOKERMANN, 1966: 89; VANZOLINI, 1981a: XIX
Ceratophrys Daudini – DUMÉRIL & BIBRON, 1841: 440

PETERS (1873a), examining SPIX's type-material, stated that he received two types of *Rana megastoma* Spix, which, according to him belonged to two different species, viz., *Ceratophrys cornuta* (L.) and *C. dorsata* Wied. At present only one specimen is available (ZSMH 1056/0, adult ♀, s-v length 105 mm, head length 52.4 mm, head width 65.2 mm, tibia 37.4/ 37.5 mm). This specimen undoubtedly belongs to *C. cornuta* (L.) and is the one described and figured by SPIX (1824: 27, pl. IV fig. 1). In the light of PETERS' (1873a) remarks, this specimen is here designated as lectotype of *Rana megastoma* Spix, 1824.

In the old catalogue of the Munich museum no trace is to be found of another specimen of *Ceratophrys* collected by SPIX, so presumably this specimen was already lost between 1872 and the early 20th Century. Apparently this second specimen was not used for the description, which was entirely based on ZSMH 1056/0 from the Rio Solimões.

Hemiphractus scutatus (Spix)

Rana scutata Spix, 1824: 28, pl. IV fig. 2
Stombus scutatus – GRAVENHORST, 1825: 921
Hemiphractus Spixii Wagler, 1828a: 744
Hemiphractus scutatus – WAGLER, 1830b: 205; PETERS, 1862a: 146; PETERS, 1873a: 205, 225; BOULENGER, 1882: 452; JIMENEZ DE LA ESPADA, 1898: 395; NIEDEN, 1923: 357; NOBLE, 1926: 18; MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 116, 212; MYERS & CARVALHO, 1945: 18; BOKERMANN, 1966: 90; TRUEB, 1974: 42; DUELLMAN, 1977: 23; VANZOLINI, 1981a: XIX
Ceratophrys dorsata – TSCHUDI, 1838: 44 (partly), 82 (partly)
Ceratophrys scutata – DUMÉRIL & BIBRON, 1841: 430

Opinions about the validity of this taxon varied just after its description. GRAVENHORST (1825) placed it in his genus *Stombus,* together with two other species (for a discussion of the status of the name *Stombus* see LYNCH (1971)). WAGLER (1828a) based a new genus on *scutata,* at the same time substituting SPIX's original name for *Spixii,* without providing any reasons. In 1830 (WAGLER, 1830b) he correctly synonymised *Spixii* with *scutata,* an action apparently overlooked by both PETERS (1862a) and TRUEB (1974), the latter claiming that PETERS was the one who took that action. TEMMINCK & SCHLEGEL (1838: 106) were of the opinion that it was a juvenile "*Ceratophrys*" and TSCHUDI (1838) identified it with *C. dorsata.*

TRUEB (1974) provided a short nomenclatural history of the species. The holotype of *Rana scutata* Spix, 1824 (at the same time the holotype of *Hemiphractus Spixii* Wagler, 1828) was studied by PETERS (1862a) and NOBLE (1926). According to the old catalogue of the Munich museum it was registered under ZSMH 37/0, which at present cannot be located, and we have to assume it was destroyed during World War II.

Rana palmipes Spix

Rana palmipes Spix, 1824: 29, pl. V fig. 1; WAGLER, 1830b: 203; PETERS, 1873a: 205, 225; BOULENGER, 1882: 48; BOULENGER, 1919: 415; BOULENGER, 1920: 473; MIRANDA-RIBEIRO, 1922a: 802; MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 165, 223; BOKERMANN, 1966: 90; VANZOLINI, 1981a: XIX
Rana esculenta – TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838: 109 (partly); TSCHUDI, 1838: 39 (partly), 79 (partly)
Rana viridis – DUMÉRIL & BIBRON, 1841: 343 (partly)
Rana esculenta – DUMÉRIL & BIBRON, 1841: 34°

After its description it took a while before this species was generally accepted as a valid taxon. TEMMINCK & SCHLEGEL (1838), TSCHUDI (1838) and DUMÉRIL & BIBRON (1841) were of the opinion that this was nothing but the common European green frog and supposed it had been collected in Spain or Morocco, as had several other species described by SPIX (1824) and WAGLER (1824). PETERS (1873a) corrected this view and clearly stated that this was a valid species. SPIX (1824) mentioned having four specimens, PETERS (1873a) only received two, and at present no SPIX material of this species can be retraced. The two specimens studied by PETERS (1873a) were catalogued under ZSMH 963/0 and probably were destroyed during World War II.

Thoropa miliaris (Spix)

Rana miliaris Spix, 1824: 30, pl. VI fig. 1
Enydrobius ranoides – WAGLER, 1830b: 202 (partly)
Hylodes ranoides – TSCHUDI, 1838: 36 (partly), 77 (partly)
Ololygon miliaris – PETERS, 1873a: 206, 225
Thoropa miliaris – BOULENGER, 1882: 331; BOKERMANN, 1965: 533; BOKERMANN, 1966: 89; LYNCH, 1971: 130; LYNCH, 1972: 10; VANZOLINI, 1981a: XIX
Ololigon abbreviatus – MIRANDA-RIBEIRO, 1922c: 840 (partly)
Hylodes miliaris – NIEDEN, 1923: 463
Ololigon miliaris – MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 58 (partly), 202 (partly)
Eupsophus miliaris – COCHRAN, 1955: 293

There has been much dispute about the proper allocation of the names *Rana miliaris* Spix and *Hyla abbreviata* Spix. TSCHUDI (1838) considered them conspecific and lumped them in his composite *Hylodes ranoides.* According to PETERS (1873a) the two type-specimens belonged to different taxa and he synonymised *H. abbreviata* with *Hylodes binotatus,* a view accepted by NIEDEN (1923), BOKERMANN (1966) and GORHAM (1966), though the last author provided this synonym with a question-mark.

Unfortunately the type-specimens of both *R. miliaris* Spix, 1824 and *H. abbreviata* Spix, 1824 can no longer be found in the Munich or Leiden collections; the former was listed in the old catalogue under ZSMH 2493/0 and the latter is not mentioned at all. However, comparing the drawings and taking into account PETERS' (1873a) comments we are inclined to follow PETERS and consider *H. abbreviata* a syn-

onym of *Eleutherodactylus binotatus*. Both *H. abbreviata* (Spix, 1824: pl. XI fig. 4) and *R. binotata* (Spix, 1824: pl. XX fig. 3) show the second finger distinctly shorter than the first, whereas in *T. miliaris* these fingers are of about equal length. The figure of *R. miliaris* shows a frog with a very long second, and a short third finger which is an unusual arrangement. According to Peters (1873a) the type-specimen agreed with the figure, but the fingers had been drawn badly. We think that the hands were figured upside down, thus causing the long third finger to appear as the second and so on.

Cochran (1955) studied the type of *H. miliaris* and included it in her list of *Eupsophus miliaris* material examined, thereby indicating it agreed with the other specimens studied by her. Unfortunately she did not comment on the type-specimen itself.

The type locality "Amazon River" definitely is wrong, as *T. miliaris* only occurs in SE Brazil.

Leptodactylus labyrinthicus (Spix)

Rana labyrinthica Spix, 1824: 31, pl. VII figs 1, 2
Cystignathus labyrinthicus – Wagler, 1830b: 203; Duméril & Bibron, 1841: 407
Cystignathus ocellatus – Tschudi, 1838: 38 (partly), 78 (partly)
Rana pentadactyla – Peters, 1873a: 206
Cystignathus pentadactylus – Peters, 1873a: 225 (partly)
Leptodactylus pentadactylus – Boulenger, 1882: 241 (partly); Nieden, 1923: 472 (partly); Lutz, 1926a: 143 (partly), 162 (partly), pl. 34 fig. 3; Miranda-Ribeiro, 1926: 147 (partly), 219 (partly)
Leptodactylus ?gigas – Lutz, 1926a: 144, 163, pl. 30 figs. 3, 4, pl. 31 figs. 1, 2
Leptodactylus pentadectylus (sic!) – Miranda-Ribeiro, 1927: 131 (partly)
Leptodactylus pentadactylus labyrinthicus – Müller, 1927: 276; Gorham, 1966: 135; Bokermann, 1966: 89
Leptodactylus vastus Lutz, 1930: 29, 32
Leptodactylus labyrinthicus – Heyer, 1979: 23; Vanzolini, 1981a: XIX

This taxon for a long time was considered conspecific with *L. pentadactylus*, but Heyer (1979) in his recent revision of the *pentadactylus*-group restored it to specific level. Unfortunately the type (formerly catalogued under ZSMH 2501/0) is no longer extant, but the figures in Spix (1824: pl. VII figs. 1, 2) apparently are well done (Peters, 1873a) and leave no doubt about its identity.

Eleutherodactylus binotatus (Spix)

Rana binotata Spix, 1824: 31, pl. XX fig. 3
Hyla abbreviata Spix, 1824: 41, pl. XI fig. 4
Enydrobius abbreviatus – Wagler, 1830b: 202
Hylodos (sic!) *ranoides* – Tschudi, 1838: 36 (partly)
Hylodes ranoides – Tschudi, 1838: 77 (partly)
Hylodes binotatus – Peters, 1873a: 206, 219, 225, 226; Boulenger, 1882: 209; Miranda-Ribeiro, 1922c: 836; Nieden, 1923: 460; Miranda-Ribeiro, 1926: 56, 202
Ololigon abbreviatus – Miranda-Ribeiro, 1922c: 840 (partly)
Ololigon miliaris – Miranda-Ribeiro, 1926: 58 (partly)
Eleutherodactylus binotatus – Cochran, 1955: 269; Gorham, 1966: 60; Bokermann, 1966: 43, 88; Vanzolini, 1981a: XIX
Thoropa miliaris – Vanzolini, 1981a: XX

Wagler (1830b) was already of the opinion that *R. binotata* and *H. abbreviata* were conspecific and united them under the name *E. abbreviatus*. Tschudi (1838) followed Wagler in considering the two to be conspecific, but put them in his composite *H. ranoides*. Peters (1873a) also reached the same conclusion as Wagler, but he choose to use the name *Hylodes binotatus*, a name which since then has been in constant use for this taxon. However, in synonymising *R. binotata* with *H. abbreviata*, Wagler (1830b) acted as first reviser and the correct name for the taxon under consideration should be *Eleutherodactylus abbreviatus* (Spix). As this would upset a long established and widely used name (e. g. in biogeographical publications), it seems wisest not to upset nomenclature by a name-change, but ask the International Commission for Zoological Nomenclature to place both names on the Official

List of Specific Names and to give *R. binotata* Spix, 1824 precedence over *H. abbreviata* Spix, 1824 published in the same book. Under *Thoropa miliaris* we already pointed out why we agree with WAGLER (1830b) and PETERS (1873a) and more recent authors in considering *R. binotata* and *H. abbreviata* as conspecific. Thus, we refute VANZOLINI's (1981a) synonymisation of *H. abbreviata* with *T. miliaris*.

As pointed out before, no type of *H. abbreviata* could be located. The holotype of *R. binotata* Spix, 1824 is still extant and catalogued under ZSMH 2695/0 (♀, s-v length 56 mm, head length 20.7 mm, head width 20.0 mm, tibia 31.5/ 31.2 mm long). It is in bad condition, it is flabby with dried legs, and there is hardly any pattern left, a fact already noted by PETERS (1873a). The specimen has been figured natural size.

Hylodes nasus (Lichtenstein)

Hyla ranoides Spix, 1824: 32
Enydrobius ranoides – WAGLER, 1830b: 202 (partly)
Hylodos (sic!) *ranoides* – TSCHUDI, 1838: 36 (partly)
Hylodes ranoides – TSCHUDI, 1838: 77 (partly)
Elosia nasus – PETERS, 1873a: 207, 214, 225, 226; BOULENGER, 1882: 193; MIRANDA-RIBEIRO, 1922b: 815; NIEDEN, 1923: 403; MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 32, 200; COCHRAN, 1955: 287; BOKERMANN, 1966: 60, 62 (with ?); GORHAM, 1966: 111
Hylodes nasus – MYERS, 1962: 196; LYNCH, 1971: 167; VANZOLINI, 1981a: XIX, (?) XX

PETERS (1873a) compared the types of *Hyla ranoides* Spix with those of *Hyla nasus* Lichtenstein and came to the conclusion they were conspecific. In the same paper he stated that *Hyla stercoracea* was a badly preserved and badly figured specimen of *H. ranoides* (= *H. nasus*). Most authors followed PETERS, except MIRANDA-RIBEIRO (1922c, 1926), who used the name *Hylodes ranoides* for *Eleutherodactylus guentheri* (Steindachner) (COCHRAN, 1955). MIRANDA-RIBEIRO (1922b) disagrees with PETERS' (1873a) synonymisation on the basis of the shape of the eyes in the SPIX figures and details of the body. We are inclined to agree with MIRANDA-RIBEIRO, because his arguments make sense. *Hylodes nasus* has eyes that are placed laterally in the head and are well covered by eyelids. We cannot see how a specimen of this species could be figured in dorsal view, showing the eyes as does pl. VI fig. 3, not even the worst artist could draw such a beast. Moreover, the toes are very long and narrow, with hardly a trace of discs at the tips, whereas these are very evident in *H. nasus*. SPIX's description is very short but does provide some more clues: snout truncate, belly with black and grey lines, toes like those of *Rana*'s, with a scarcely widened tip. At least the first two characters are applicable to *H. nasus*, the last one in our opinion is slightly doubtful. Consequently and taking into account PETERS' (1873a) remarks and the fact that COCHRAN (1955) mentioned two of the types in her list of material, we conclude that at least part (two) of the types of *Hyla ranoides* Spix, 1824 most probably were *Hylodes nasus* (Lichtenstein), but that pl. VI fig. 3 certainly was not based on one of these specimens, but either on a specimen of *Thoropa miliaris* or (most likely) on a species of *Eleutherodactylus*.

Of the three types of *Hyla ranoides* Spix, 1824 reported by SPIX (1824) and PETERS (1873a) only two are accounted for in the old catalogue of the Munich museum (ZSMH 1043/0) and these were reported by COCHRAN (1955: 290). At present they cannot be found and we must assume they were destroyed during World War II.

We also doubt the synonymisation of *Hyla stercoracea* Spix, 1824 with this species. Since PETERS (1873a), this name was considered a synonym of *Hylodes nasus*. GORHAM (1966) questioned this, as did BOKERMANN (1965), who pointed out that either the synonymisation or the locality was wrong, but choose to prefer the last possibility. The figure accompanying this name (pl. X fig. 2) certainly does not show *Hylodes nasus*, but rather a frog with distinct traces of webbing between the toes and eyes that are again well visible from above. The description of *Hyla stercoracea* does not help much either, because it mainly provides details of colouration (disagreeing with the figure) and the few morphological details could apply to a large number of frogs. LUTZ (1973) states that it "is not a *Hyla*", without giving argu-

ments. The general habit and the presence of small webs between the toes lead us to assume that it could nevertheless be a species of *Hyla,* though we would not dare to say which one.

The holotype of *Hyla stercoracea* Spix, 1824 unfortunately is no longer extant. Formerly it probably was ZSMH 1044/0, which in the old catalogue of the Munich museum was listed as "*Elosia nasus* Licht. Teffé, 1 ex., Spix". This would agree with both Spix (1824) and Peters (1873a), who only reported one specimen. It is in disagreement with Cochran (1955: 290) who reported two specimens under this register number, but this probably was in error.

Because the holotype apparently was destroyed it is impossible for us to determine now to which species this specimen belonged, and we therefore prefer not to allocate *Hyla stercoracea* Spix, 1824 to a certain taxon, but rather consider its position incertae sedis. Lutz (1973: 261) holds the same view on the basis that Spix's description does not tally with Peters' (1873a) interpretation.

Some more information about the two syntypes of *H. ranoides* and the holotype of *H. stercoracea* was obtained from correspondence between L. Müller and L. Stejneger, now in the archives of the Smithsonian Institution (we obtained copies through the courtesy of Dr. W. R. Heyer). Stejneger wrote to Müller on February 9, 1931, asking him about the identity of Spix's *H. ranoides.* Müller extensively replied on March 4, 1931, enclosing a rather complete description of each specimen, from which it is clear that they were in a bad state (see introduction). Müller does express as his opinion that they probably all belong to the genus *Elosia* (= *Hylodes),* but that it was impossible for him to decide on their specific status. He also comments on Spix's localities for these specimens and thinks they are not absolutely trustworthy. He especially doubts the locality "Teffé" (for *H. stercoracea).* Because the types are now lost, it seems useful to reproduce Müller's descriptions completely.

"Cotypen von *Hyla ranoides* Spix Bahia

Nr. 1) Vomerzähne in 2 nach hinten convergierenden Reihen zwischen den mässig grossen Choanen. Die stark mazerierte und wohl auch etwas geschrumpfte Zunge ist breiter wie lang, hinten ganzrandig und besitzt beiderseits ihres Vorderrandes einen kleinen aufrechtstehenden ovalen Lappen. Da diese beiden Lappen durchaus regelmässig und miteinander in Form und Lage absolut identisch sind, glaube ich nicht, dass es sich um künstliche Bildungen handelt. Schnauze abgestutzt, schräg über die Maulspalte vorspringend. Canthus rostralis infolge des schlechten Erhaltungszustandes des Exemplares nicht mehr zu erkennen. Nasenloch etwas weiter vom Auge wie von der Schnauzenspitze entfernt; der Augendurchmesser ist nahezu so lang, wie der Abstand des Auges von der Schnauzenspitze. Das Verhältnis von Interorbitalbreite zur Breite des oberen Augenlids ist wegen Schrumpfung des letzteren nicht mehr festzustellen. Durchmesser des Tympanums gleich $^2/_3$ des Augendurchmessers. Die Finger und Zehen sind ziemlich stark verschrumpft, doch lässt sich die mediane Furche auf der Oberseite der Haftscheiben bei einigen derselben noch deutlich feststellen. Erste Finger etwas kürzer als der 2te. Tibiotarsalgelenk etwas über die Schnauze hinausreichend. Haftscheiben der Finger und Zehen ziemlich klein, an einzelnen Zehen ist noch eine Spur von Seitensaum zu sehen. Die Subartikulartuberkel sind nur mehr ganz schwach, die Metatarsaltuberkel überhaupt nicht mehr sichtbar. Die Länge der Tibia ist gleich der Entfernung der Schnauzenspitze vom Oberarmansatz. Hautstruktur nicht mehr zu erkennen, da Epidermis völlig maceriert. Oberseite dunkler rotbraun, Bauch heller mit noch schwach sichtbarer dunklerer Retikulation.

Kopfrumpflänge: 35 mm; Länge des Hinterbeines (vom After bis zur Spitze der längsten Zehe): 55 mm; Tibia: 17 mm.

Nr. 2) Vomerzähne in 2 schräg nach hinten convergierenden Gruppen zwischen den mässig grossen Choanen. Zunge breit oval, ganzrandig. Schnauze vorn abgestutzt, schräg über die Maulspalte vorspringend. Ueber die Form des Canthus rostralis lässt sich nichts mehr aussagen. Die ziemlich steil abfallende Zügelgegend scheint leicht konkav gewesen zu sein. Der Abstand des Nasenloches von der Schnauzenspitze beträgt $^2/_3$ seines Abstandes vom Auge. Auge gross, sein Durchmesser ist gleich seinem Abstand von der Schnauzenspitze. Durchmesser des Tympanums gleich $^2/_3$ des Augendurchmessers. Finger und Zehen stark vertrocknet, doch lässt sich noch an einzelnen Haftscheiben die Medianfurche erkennen. Erster Finger etwas kürzer als der 2te. Das Tibiotarsalgelenk reicht bis zum Nasenloch. Eine schwache Spur von Schwimmhaut ist an der Zehenbasis sichtbar, Zehensäume lassen sich nicht mehr feststellen. Subartikulartuberkel mässig gross. Ein mässig grosser, seitlich komprimierter innerer und ein kleiner äusserer Metatarsaltuberkel sind noch sichtbar. Haftscheiben mässig gross. Länge der Tibia gleich der Entfernung von der Achsel bis zu den Weichen. Hautstruktur nicht mehr zu erkennen. Oberseite fahlbraun, Unter-

seite heller graugelb; an den Extremitäten lassen sich noch dunklere Querbinden, auf dem Bauch eine dunklere Retikulation erkennen. Auf der Kehle Spuren dunklerer Wolkenflecken.

Kopfrumpflänge: 39 mm; Hinterbein: 60 mm; Tibia: 20 mm.

Holotypus von *Hyla stercoracea* Spix — Teffé, Amazonas

Sehr stark mazeriert und verschrumpft. Vomerzähne in zwei schräg nach hinten konvergierenden Gruppen zwischen den mässig grossen Choanen. Zunge verschrumpft, breit oval. Form des Canthus rostralis und Abstand des Nasenloches nicht mehr feststellbar. Tympanum $^2/_3$ des Augendurchmessers. Finger und Zehen völlig verschrumpft, trotzdem lässt sich bei einigen Haftscheiben die Medianfurche noch erkennen. Zehensäume, Subartikulartuberkel und Metatarsaltuberkel sind nicht mehr zu erkennen. Das Tibiotarsalgelenk überragt die Schnauzenspitze. Länge der Tibia gleich der Entfernung vom Hinterrand des Tympanums bis zu den Weichen. Hautstruktur nicht mehr erkennbar. Oberseite dunkel rötlichbraun, Kehle und Bauch hellgrau mit braunen Schnörkelflecken, Unterseite der Extremitäten dunkel violettbraun.

Kopfrumpflänge: 29 mm; Hinterfuß: 50 mm; Tibia: 18 mm."

Ololygon rubra (Laurenti)

Hyla lateristriga Spix, 1824: 32, pl. VI fig. 4
Hyla rubra – Duméril & Bibron, 1841: 592 (partly); Burmeister, 1856: 109 (partly); Peters, 1873a: 207 (partly), 226 (partly); Boulenger, 1882: 403 (partly); Nieden, 1923: 310 (partly); Miranda-Ribeiro, 1926: 88 (partly), 208 (partly); Bokermann, 1966: 53; Duellman, 1977: 96 (partly)
Hyla leucophyllata – Burmeister, 1856: 104
Hyla rubra huebneri – Lutz, 1973: 157 (partly?)
Ololygon rubra – Vanzolini, 1981a: XIX (partly)

Peters (1873a) synonymised three Spix names *(Hyla lateristriga, H. affinis, H. coerulea)* with *H. rubra* and was followed by most authors, some of which (e. g. Boulenger, 1882; Nieden, 1923) also included *H. x-signata* Spix (a perfectly good taxon) in this synonymy. Lutz (1973: 261) apparently did not agree with Peters (1873a) and, without argumentation other than that the Spix "descriptions do not tally with Peters (1872) interpretation of the Spix species, and the types have perished", she placed *H. affinis* and *H. coerulea* under "doubtful species". However, on p. 157 of the same publication she listed *H. affinis* as a doubtful synonym of *H. rubra huebneri* Melin, a taxon no longer recognised by Duellman (1977).

The holotype of *H. lateristriga* Spix, 1824 does not appear in the old catalogue of the Munich museum and Müller (1927: 267) reports this specimen lost, which probably means that it was lost already before the early years of the twentieth century.

We are inclined to agree with Lutz (1973) in not considering *H. affinis* and *H. coerulea* synonyms of *O. rubra,* but instead of *O. x. x-signata.* Our reasons for this will be given under that taxon.

Hyla albopunctata Spix

Hyla albopunctata Spix, 1824: 33, pl. VI fig. 5; Peters, 1873a: 207; Cochran, 1955: 80; Bokermann, 1966: 44; Duellman, 1971a: 401; Duellman & Rivero, 1971: 118; Lutz, 1973: 43; Opin., 1974: 188; Duellman, 1977: 27 (partly); Vanzolini, 1981a: XIX
Hyla boans – Boulenger, 1882: 360 (partly), Nieden, 1923: 307 (partly); Miranda-Ribeiro, 1926: 84 (partly), 206 (partly)

Many authors treated this taxon, together with *H. multifasciata* Günther, under the name *H. boans* Daudin. The nomenclatural history of these names has been presented by Duellman (1971a) and by Duellman & Rivero (1971). As a result of their actions the International Commission on Zoological Nomenclature issued Opinion 1029 in which *H. albopunctata* Spix was placed on the Official List of Specific Names in Zoology. As the Spix holotype of *H. albopunctata* apparently is lost, Duellmann (1971) designated reg. no. 100000 (University of Kansas Museum of Natural History) as neotype. The species is distributed in C. and S. Brazil, reaching N. Argentina (Cei, 1980; Duellmann, 1977).

Hyla nebulosa Spix, 1824 has usually been considered a synonym of *H. albopunctata* (Bokerman, 1966; Duellman, 1977; Lutz, 1973; Vanzolini, 1981a); Peters (1873a) identified the holotype as *H. luteola* (= *Phyllodytes luteolus* (Wied)). We don't agree with these authors, but on the basis of the illustration, the description and the type locality (Teffé on the Amazonas), we come to the conclusion that *H. nebulosa* is identical with the taxon currently known as *Ololygon egleri* (Lutz). This has nomenclatural consequences which will be discussed at the appropriate place.

Ololygon x-signata x-signata (Spix)

Hyla affinis Spix, 1824: 33, pl. VII fig. 3
Hyla coerulea Spix, 1824: 37, pl. X fig. 1 (non *Hyla caerulea* White, 1790)
Hyla x-signata Spix, 1824: 40, pl. XI fig. 3; Bokermann, 1966: 64; Rivero, 1969: 112
Auletris femoralis – Wagler, 1830b: 201 (partly) (by inference)
Auletris coerulea – Wagler, 1830b: 201 (partly) (by inference)
Hyla rubra – Duméril & Bibron, 1841: 592 (partly); Burmeister, 1856: 109 (partly); Peters, 1873a: 207 (partly), 214, 226 (partly); Boulenger, 1882: 403 (partly); Baumann, 1912: 108; Nieden, 1923: 310 (partly); Miranda-Ribeiro, 1926: 88 (partly), 208 (partly); Bokermann, 1966: 43, 48; Duellman, 1977: 96 (partly)
Hyla rubra var. *x-signata* – Peters, 1873a: 218, 226
Hyla rubra x-signata – Müller, 1927: 266
Hyla x-signata x-signata – Lutz, 1973: 139; Duellman, 1977: 110
Ololygon rubra – Vanzolini, 1981a: XIX (partly), XX
Ololygon x-signata – Vanzolini, 1981a: XX

Peters (1873a) was not very certain about the status of this taxon ("Wenn es daher auch vielleicht nicht als eine verschiedene Art zu betrachten ist, bildet es doch eine sehr ausgezeichnete Varietät".) and decided to treat it as a variety of *H. rubra*. Most authors since then concurred, until Rivero (1969) quite clearly pointed out the differences between *Ololygon rubra* and *O. x-signata*.

Contrary to Peters (1873a) and Duellman (1977) we consider *H. affinis* Spix, 1824 and *H. coerulea* Spix, 1824 synonyms of *O. x-signata* on the basis of some remarks by Müller (1927), notations in the old catalogue of the Munich museum and examination of the types. Müller (1927: 267) stated that *H. coerulea* was very close to *H. x-signata* and that fresh topotypical material was needed to establish its correct position, because the two Spix syntypes (ZSMH 2710/0) were not well enough preserved to make a decision. In the old catalogue of the Munich museum these two specimens appear under the name "*Hyla x-signata* Spix". The specimens (a male and a female) are still available and clearly belong to *O. x. x-signata*. Both specimens are distinctly smaller than pl. X fig. 1 (Spix, 1824), but the female (s-v length 36 mm) comes closest to it. Therefore, and because of its better preservation, this specimen (ZSMH 2710/0 A) is selected as lectotype of *Hyla coerulea* Spix, 1824, the amle (ZSMH 2710/0 B, s-v length 31 mm) automatically becomes a paralectotype. *H. coerulea* Spix, 1824 is a junior primary homonym of *H. caerulea* White, 1790 and therefore is unavailable (Müller, 1927: 267).

Both the holotype of *H. x-signata* (formerly ZSMH 2494/0, now apparently lost) and that of *H. affinis* (ZSMH 2495/0, ♂, s-v length 34 mm) appear in the old catalogue of the Munich museum as "*Hyla rubra x-signata* Spix". As the catalogue apparently was prepared in a relatively short period and the author (probably L. Müller) had the opportunity to compare the types of all three Spix names pertaining to this taxon (Müller, 1927: 267), we are inclined to value his judgement higher than that of Peters (1873a). The more so because we also reached the same conclusion about the three names here considered on the basis of a comparison of descriptions, figures and the types of *H. coerulea* and *H. affinis*. Although both the descriptions and the figures of *H. coerulea* and *H. affinis* are poor, from the examination of the (poorly preserved) types it is clear that they are conspecific with *O. x. x-signata* Spix, the name that should be used for this taxon.

Hyla albomarginata Spix

Hyla albomarginata Spix, 1824: 33, pl. VIII fig. 1; Duméril & Bibron, 1841: 555; Peters, 1873a: 207, 227 (partly); Boulenger, 1882: 356; Werner, 1898b: 220; Nieden, 1923: 260 (partly); Miranda-Ribeiro, 1926: 74 (partly), 204; Lutz, 1949: 555; Cochran, 1955: 164 (partly); Bokermann, 1966: 44; Lutz, 1973: 59; Duellman, 1977: 26 (partly); Vanzolini, 1981a: XIX (partly)
Hypsiboas albomarginata – Wagler, 1830b: 201 (partly)
Hypsiboas albomarginatus – Tschudi, 1838: 29, 72
Centrotelma infulata – Burmeister, 1856: 97

Unfortunately the holotype (formerly ZSMH 2370/0) must be considered lost; it was studied by Peters (1873a) and by Cochran (1955) in 1938. The description and the illustration in Spix (1824) do not leave any doubt about the taxon represented and consequently there have been few problems about the application of the name *H. albomarginata,* though there has been a general misconception about the area in which this species occurs. This misconception was perpetuated by Duellman (1977), who listed the range of this species as covering the entire region between Colombia and southern Brazil. As pointed out before by one of us (Hoogmoed, 1979a) all records of this species from the Guianas are based on ould material with scanty locality data (Goin, 1971; Lescure, 1976) or on misidentified material (Boulenger, 1900; Parker, 1935). Hoogmoed (1979a) came to the conclusion that the actual distribution of this taxon would closely agree with that given by Lutz (1973) and we concur with him. The part of the range roughly north of the Amazon, given by Duellman (1977) probably is attributable to specimens of *H. granosa* Boulenger and to material with wrong locality data.

We do not consider *H. cinerascens* a synonym of *H. albomarginata,* as most authors do. For further comments see under *H. granosa.*

Hyla punctata (Schneider)

? *Hyla papillaris* Spix, 1824: 34, pl. VIII fig. 2; Lutz, 1951: 315, 332
Hyla variolosa Spix, 1824: 37, pl. IX fig. 4
Auletris variolosa – Wagler, 1830b: 201
Scinax variolosa – Wagler, 1830b: 201
"Rainette ponctuée" – Temminck & Schlegel, 1838: 107
Hypsiboas luteola – Tschudi, 1838: 29 (partly), 72 (partly)
Hyla punctata – Burmeister, 1856: 104; Peters, 1873a: 208, 214, 226; Boulenger, 1882: 357; Nieden, 1923: 307; Miranda-Ribeiro, 1926: 88, 208; Lutz, 1951: 304, 320; Bokermann, 1966: 58, 64; Duellman, 1977: 89; Hoogmoed, 1979a: 33; Vanzolini, 1981a: XIX, XX
Hyla p. punctata – Lutz, 1973: 67

The holotype of *H. papillaris* Spix, 1824 (formerly ZSMH, but not in the old catalogue) apparently is lost now and for an interpretation we have to rely completely on the description and figure provided by Spix (1824) and on the study of this specimen by Peters (1873a). Most authors have accepted Peters' reasoning that his comparison of the type with the original specimens of Schneider's *Calamita punctata,* showed that they were conspecific. Lutz (1951, 1973) doubted the synonymisation of *H. papillaris* Spix with *H. punctata* (Schneider) and in our opinion she had a good point. According to Peters (1873a) the type of *H. papillaris* had a rudimentary tail, which would mean that it was a nearly metamorphosed individual. With a total snout-vent length of 30 mm this means that it hardly could have been *H. punctata,* whose adults reach snout-vent lengths between 31 and 40 mm (Hoogmoed, 1979a). The fact that it was badly preserved heightens the chances that Peters (1873a) made a mistake and that *H. papillaris* belongs to another species. Lutz (1951), on the suggestion of J. Venancio, advances the opinion that it might "belong to the *H. appendiculata* [= *H. geographica*] complex." The fact that the venter of *H. papillaris* is described as being blackish (as it is in metamorphosing *H. geographica)* heightens the probability of this suggestion. As the specimen figured does not look like a recently metamorphosed *H. geographica,* with which one of us (MSH) is well acquainted, and moreover does not

show the remains of the tail PETERS (1873a) describes, we refrain from taking further action here and for the time being leave *H. papillaris* in the synonymy of *H. punctata,* though doubtfully so.

We do not have any doubts about the synonymisation of *H. variolosa* Spix, 1824 with *H. punctata.* Although the specimen PETERS (1873 a) studied (formerly ZSMH 2496/0) is lost now, one of the syntypes survived in the RMNH (reg. no. 1879) and this provides us the oportunity to compare it with SPIX's (1824) description and figure. It agrees closely with both, though evidently this is not the specimen figured, because the shape of the spots on the back of the specimen and their arrangement does not agree with those in the figure. SPIX (1824) did not mention the number of specimens he had before him, which usually meant he only had one (see introduction), but apparently in this case he at least had two. Because this specimen was received directly from SPIX under the name *H. variolosa,* we feel confident that this was one of the syntypes and we here designate RMNH 1879 (♀, s-v length 36 mm) from Brazil, collected by SPIX (label data only) as lectotype of *Hyla variolosa* Spix, 1824. On the basis of SPIX's (1824) description we can restrict the type locality to Amazonian Brazil.

Hyla pardalis Spix

Hyla pardalis Spix, 1824: 34, pl. VIII fig. 3; PETERS, 1873a: 209, 226; BOULENGER, 1882: 354; WERNER, 1898: 217; NIEDEN, 1923: 284; MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 71 (partly), 203 (partly); COCHRAN, 1955: 76; BOKERMANN, 1966: 58; LUTZ, 1973: 26; DUELLMAN, 1977: 81; VANZOLINI, 1981a: XIX
Hypsiboas crepitans – WAGLER, 1830b: 201 (partly)
Hypsiboas venulosus – TSCHUDI, 1838: 29 (partly), 72 (partly)
Hyla palmata – DUMÉRIL & BIBRON, 1841: 544 (partly)
Hylomedusa palmata – BURMEISTER, 1856: 102 (partly)

SPIX (1824) described this species on the basis of two specimens, which, according to PETERS (1873a), belonged to two species. One specimen (s-v length 50 mm) according to him served as the model for both the description and figure and consequently can be considered the lectotype of *H. pardalis* Spix, 1824, whereas he considered the other specimen (s-v length 60 mm) as *H. crepitans* Wied. As this last species does not occur in Rio de Janeiro, where the specimens are supposed to have come from, this probably was a specimen of *H. circumdata* (Cope). The specimens formerly were registered under ZSMH 2499/0, but now must be considered lost.

Hyla granosa Boulenger

H. cinerascens Spix, 1824: 35, pl. VIII fig. 4; LUTZ, 1951: 315, 331; LUTZ, 1973: 261
H. albomarginata – WAGLER, 1830b: 201 (partly); PETERS, 1873a: 213, 226 (partly); NIEDEN, 1923: 260 (partly); COCHRAN, 1955: 164 (partly); BOKERMANN, 1966: 47 (with question-mark); DUELLMAN, 1977: 26 (partly); VANZOLINI, 1981a: XIX (partly)
H. granosa – MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 88, 208; HOOGMOED, 1979a: 5

Most authors placed *H. cinerascens* Spix, 1824 in the synonymy of *H. albomarginata,* but we do not agree with them. The first to have doubts about the proper allocation of the name were DUMÉRIL & BIBRON (1841: 551), who placed it with a question-mark, in the synonymy of their new *Hyla Doumercii.* This last name, according to ANGEL (in LUTZ, 1951: 315, 320), LESCURE (1976) and DUELLMAN (1977), who all investigated the type specimen, is a synonym of *H. crepitans.* LUTZ (1951, 1973) doubted whether *H. cinerascens* was a synonym of *H. albomarginata* and treated it as a separate, though doubtful, taxon. BOKERMANN (1966) considered *H. cinerascens* a doubtful synonym of *H. albomarginata* and stated that either the synonymy or the locality was wrong.

On the basis of the original description, the figure, PETERS' (1873a) additional remarks and personal knowledge of one of us (MSH) of green treefrogs in northern South America, we come to the conclusion that *H. cinerascens* is nothing but *H. granosa* Boulenger, with which it agrees in body shape, size, webbing of hand and feet, colour and distribution. Unfortunately we can not check our hypothesis because the type(s) (formerly ZSMH 2498/0) are lost. COCHRAN (1955) apprently studied two

specimens considered to be cotypes during her visit to Munich in 1938 and listed them as *H. albomarginata*. There is a discrepancy in numbers here as well. SPIX (1824) does not say how many specimens he had before him, PETERS (1873a) only received one, which, as pointed out before, means that SPIX based his description on one specimen only. However, the old catalogue of the Munich museum, COCHRAN (1955) and DUELLMAN (1977) all list ZSMH 2498/0 as containing two specimens. In our opinion one of these specimens may have become associated with the holotype of *H. cinerascens* somewhere between 1872 and the early twentieth century when the catalogue of the Munich museum was produced.

The synonymisation of *H. cinerascens* with *H. granosa* has nomenclatural consequences. *H. cinerascens* Spix, 1824 has priority over *H. granosa* Boulenger, 1882. As *H. granosa* is a well established name (HOOGMOED, 1979a) it seems undesirable to replace it by a name which for a long time has been considered a synonym of a superficially similar species and of which the type has been destroyed. We therefore will propose the International Commission on Zoological Nomenclature to suppress *H. cinerascens* Spix, 1824 in order to stabilize the nomenclature of this taxon.

Dendrobates trivittatus (Spix)

Hyla trivittata Spix, 1824: 35, pl. IX fig. 1
Hyla nigerrima Spix, 1824: 36, pl. IX fig. 2
Hylaplesia trivittata – SCHLEGEL, 1826: 239; SCHLEGEL, 1827: 294
Hylaplesia nigerrima – SCHLEGEL, 1826: 239; SCHLEGEL, 1827: 294
Dendrobates trivittatus – WAGLER, 1830b: 202; PETERS, 1873a: 213, 226; BOULENGER, 1882: 144; MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 180, 224; BOKERMANN, 1966: 57, 63; LUTZ, 1973: 263; MYERS et al., 1978: 332, 334; MYERS & DALY, 1979: 14, 22, 23
Dendrobates nigerrimus – WAGLER, 1830b: 202
Hyla tinctoria – TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838: 107
Hylaplesia tinctoria – TSCHUDI, 1838: 27 (partly), 70 (partly)
Dendrobates tinctorius – DUMÉRIL & BIBRON, 1841: 652 (partly); BURMEISTER, 1856: 111 (partly)
Dendrobates obscurus Duméril & Bibron, 1841: 655; BURMEISTER, 1856: 111
Dendrobates nigerrimus – STEINDACHNER, 1864: 257
Dendrobates trivittatus var. – PETERS, 1873a: 226
Phyllobates trivittatus – SILVERSTONE, 1971: 263; SILVERSTONE, 1976: 45; VANZOLINI, 1981a: XIX, XX (with question-mark)

There have been no problems with the interpretation of the two SPIX names dealt with here. STEINDACHNER (1864) synonymised *D. obscurus* Duméril & Bibron, 1841 with *D. nigerrimus,* an action we completely support, though SILVERSTONE (1975, 1976) listed this nominal species as „*Dendrobates;* status uncertain". According to PETERS (1873a), who studied five type specimens (two with three light stripes, one with two light stripes and two without stripes) *H. trivittata* and *H. nigerrima* were extremes in pattern of one species, which he called *Dendrobates trivittatus.* Originally SPIX had six specimens of *H. trivittata* and five of *H. nigerrima.* Apparently six of these original eleven specimens seemed to have disappeared by 1872. SILVERSTONE (1975) believed that all type specimens of *H. trivittata* and *H. nigerrima* had been destroyed during World War II, and was not certain of the relegation of *nigerrima* to the synonymy of *D. trivittatus.* In this hesitation he was followed by VANZOLINI (1981a). Since SILVERSTONE's revision it turned out that of both nominal taxa a specimen of each, collected by SPIX and obtained through exchange with him in 1824, was present in the RMNH collection. These specimens are RMNH 1799 (♂, „*Dendrobates Hyla nigerrima* Spix, Bresil, Spix", s-v length 38 mm) and RMNH 1836 (♂, „*Dendrobates Hyla trivittata* Spix, Bresil, Spix", s-v length 36 mm). Although RMNH 1799 is not very well preserved (parts of epidermis lacking and desiccated) it is clear that it is a true *Phyllobates trivittatus,* without any pattern visible. RMNH 1836 is better preserved and with some difficulty a light dorsolateral line can be discerned on each side, with the remains of a vertebral light stripe in the sacral area, the remainder of the back showing a vague, brown reticulum with lighter spots. Moreover, an additional specimen of *D. trivittatus* was discovered in the Munich collec-

tion. This specimen is provided with a label in WAGLER's handwriting („*Hyla trivittata* Spix, Var. *bilin.*, Brasilia, Iter Spixii"). Apparently this is the specimen examined by PETERS (1873a) and said to have only two dorsolateral stripes. These stripes are still discernable, though not very distinct. All three specimens lack teeth, have a glandular back, a first finger that is slightly longer than the second, and generally agree with the description provided be SILVERSTONE (1976). The label data accompanying the Leiden specimens convince us that they were part of the original type series and as RMNH 1799 apparently is the only "surviving" syntype, we here select it as the lectotype of *Hyla nigerrima* Spix, 1824. Of the two syntypes of *Hyla trivittata* Spix available, one (Munich specimen) only shows two dorsolateral stripes and the other (RMNH 1836) shows two dorsolateral stripes and the indication of a third one. Because of this we prefer to select RMNH 1836 as lectotype of *Hyla trivittata* Spix, 1824, the more so because WAGLER already indicated the "aberrant" habitus of the Munich specimen by his annotation var. *bilin. (= bilineatus),* a name corroborated by the specimen itself. The Munich specimen is not accompanied by a registration number, but because of data in the card file we assume that this is ZSMH 43/0, which is indicated as "cotypus". This specimen automatically becomes a paralectotype.

Neither of the three specimens now recovered served as a model for SPIX's figures on pl. IX. We doubt whether the so-called patternless *nigerrima* specimens really do occur in nature (SILVERSTONE 1976) and are inclined to think they are an artifact of preservation.

The Munich material, formerly listed under ZSMH 42/0 *(H. trivittata,* 1 specimen) and 44/0 *(H. nigerrima,* 1 specimen) apparently was destroyed.

Hyla bipunctata Spix

Hyla bipunctata Spix, 1824: 36, pl. IX fig. 3; PETERS, 1873a: 214, 226; BOULENGER, 1882: 389; WERNER, 1898: 216; NIEDEN, 1923: 287; MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 89, 209; BOKERMANN, 1966: 46; LUTZ, 1973: 203; DUELLMAN, 1977: 37; VANZOLINI, 1981a: XX
Scinax bipunctata – WAGLER, 1830b: 201
Hypsiboas luteola – TSCHUDI, 1838: 29 (partly), 72 (partly)
Hyla pumila Duméril & Bibron, 1841: 565; BURMEISTER, 1856: 110
Hyla b. bipunctata – COCHRAN, 1955: 101

There have been no problems in regard to this species. The two original syntypes (according to SPIX (1824) a male and a female) were formerly registered under ZSMH 2497/0. COCHRAN (1955) apparently studied them, LUTZ (1973) and DUELLMAN (1977) reported them destroyed during World War II and we have to endorse that view. COCHRAN (1955) and DUELLMAN (1977) state that there were four specimens in ZSMH 2497/0, but this is refuted by SPIX (1824), PETERS (1873a) and the old catalogue of the Munich museum, which all only list two specimens, so we assume that originally only two syntypes were present.

Hyla strigilata Spix

Hyla strigilata Spix, 1824: 38, pl. X fig. 3; PETERS, 1873a: 214, 226; BOULENGER, 1882: 390; NIEDEN, 1923: 291; MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 80; BOKERMANN, 1966: 63; ?LUTZ, 1973: 195; DUELLMAN, 1977: 104; VANZOLINI, 1981a: XX
Hyla boans – BURMEISTER, 1856: 109 (partly, with question-mark)
Hyla strigillata (sic!) Werner, 1898: 217; MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 205
Hyla s. strigilata – COCHRAN, 1955: 158 (partly, specimens from SE Brazil).

As pointed out extensively by PETERS (1873a) there is a considerable discrepancy between the specimen examined by him („Das einzige Original-exemplar") and figure 3 of plate X. LUTZ (1973) attributed this discrepancy to the fact that "the figure may, however, not have been examined by SPIX, as his book was a posthumous publication." This last statement, however, is not true, the book was published in 1824, whereas SPIX died May 13, 1826 (VANZOLINI, 1981a; TIEFENBACHER, 1982). PETERS (1873a) gave an extensive description of the holotype, which serves to identify the species currently named *H. strigilata* (cf. COCHRAN, 1955).

WERNER (1898) reporting on *Hyla* species in the Munich collection, used an incorrect spelling and mentioned only one specimen of this species in the Spix collection ("An dem besterhaltenen Exemplare der SPIX'schen Sammlung von Hyla-Arten . . . kann ich noch Folgendes bemerken:"). COCHRAN (1955) mentioned three syntypes of this species in the Munich collection, viz., ZSMH 2369/0 containing one specimen from Bahia, and ZSMH 2531/0, containing two specimens from "Amazonas. Teffé", data which are supported by the old catalogue of the Munich museum. Apparently something is amiss here. SPIX (1824) did not mention the number of specimens he had, which usually meant he only had one (see above), he only mentioned the province of Bahia as a locality and did not mention Tefé, whereas PETERS (1873a) explicitly mentions only a single specimen from Bahia. It therefore appears that ZSMH 2369/0 was the holotype of *H. strigilata* Spix, 1824, whereas the two specimens from Tefé (ZSMH 2531/0) were wrongly assumed to be syntypes of *H. strigilata* somewhere between 1897 and the early twentieth century, when the old catalogue of the Munich museum was prepared. Anyway, in DUELLMAN's (1977: 104) checklist the sentence: "Syntypes: Formerly ZSM no. 2531/0; destroyed." should be changed into: "Holotype: Formerly ZSMH no. 2369/0; destroyed during World War II.", as this specimen can no longer be found in the Munich collection (neither can ZSM no. 2531/0). As to the real identity of the two specimens in ZSMH 2531/0 we refer to what is said about this subject under *Ololygon nebulosa*.

Ololygon nebulosa (Spix)

Hyla nebulosa Spix, 1824: 39, pl. X fig. 4; PETERS, 1873b: 771; PETERS, 1877: 414; BOULENGER, 1882: 397; GOELDI, 1895: 96; BAUMANN, 1912: 113, 114, 122, 124, 155, 163; NIEDEN, 1923: 295; MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 89, 209
Hyla luteola – PETERS, 1873a: 216, 226
Hyla s. strigilata – COCHRAN, 1955: 158 (partly, only specimens from "Teffé")
Hyla albopunctata – BOKERMANN, 1966: 56; LUTZ, 1973: 262 (partly); DUELLMAN, 1977: 27 (partly); VANZOLINI, 1981a: XX
Hyla egleri Lutz, 1968: 8; DUELLMAN, 1972: 181; LUTZ, 1973: 196; DUELLMAN, 1977: 53; HÖDL, 1977: 353–4, 356–8, 360, 362; HOOGMOED, 1979b: 271

Recently (BOKERMANN, 1966) *H. nebulosa* Spix was synonymised with *H. albopunctata* and subsequent authors endorsed this opinion. As far as we could ascertain, the reasons for this synonymisation were never presented, and we here refute it on the following grounds. Though SPIX's (1824) description is short and the figure is poor, there is no problem in identifying the present taxon. The diagnostic characters in the description (partly visible in the figure) are the pale brownish ventral parts with black spots, black bars present on the anterior aspect of the thighs, blue spots on the posterior aspect and the depressed head. These characters, in combination with the figure, all indicate that *Hyla nebulosa* Spix, 1824 is identical with the frog recently known under the name *H. egleri* Lutz, 1968 and thus has no relation to *H. albopunctata* Spix whatsoever. *Hyla nebulosa* takes precedence over *H. egerli* and consequently the name of the taxon has to be changed.

Unfortunately the syntypes of *H. nebulosa* cannot be found, neither are they mentioned in the old catalogue and we must assume that they were lost. We do, however, strongly suspect that ZSMH 2531/0 (mentioned by COCHRAN (1955)) as containing two specimens of *H. s. strigilata* from "Teffé", see above) contained the two specimens of *H. nebulosa,* mentioned by PETERS (1873a) and which cannot be found in the old catalogue. The fact that according to PETERS (1873a) the holotype of *H. strigilata* was similar in habitus to *H. nebulosa* strengthens this supposition. Moreover, all of the species of *Hyla* described by SPIX (1824) from Tefé *(cinerascens, trivittata, stercoracea, nebulosa, geographica, zonata),* except *nebulosa,* are accounted for in the old catalogue of the Munich museum. As stated above, ZSMH 2531/0 was probably destroyed during World War II, so we cannot check this hypothesis. The taxonomy of the group to which *O. nebulosa* belongs, was dealt with by DUELLMAN (1972) and we may refer to that paper for characters differentiating it from other group members. In order to stabilize nomenclature it seems desirable to designate a neotype for *O. nebulosa,* and to ensure this stability best we choose the holotype of *H. egleri* Lutz, no. 4055 of the Museu Nacional in Rio de Janeiro, which

comes from Belém, Pará, Brazil. For a further description of this specimen we refer to LUTZ (1968). Thus, the type-locality of *O. nebulosa* (Spix, 1824) also becomes Belém, Pará, Brazil.

Ololygon nebulosa occurs from SE Venezuela, through the Guianas and the lower Amazon region to Alagoas in NE Brazil, a distribution which HOOGMOED (1979b) classified as Amazonian.

Hyla geographica Spix

Hyla geographica Spix, 1824: 39, pl. XI fig. 1; MÜLLER, 1922: 170; BOKERMANN, 1966: 51; DUELLMAN, 1973: 526; DUELLMAN, 1977: 60; VANZOLINI, 1981a: XX
Hyla geographica var. sive *semilineata* Spix, 1824: 40, pl. XI fig. 2
Hypsiboas geographica – WAGLER, 1830b: 200
Hypsiboas venulosa – TSCHUDI, 1838: 29 (partly), 72 (partly)
Centrotelma geographica – BURMEISTER, 1856: 99
Centrotelma calcarata – BURMEISTER, 1856: 100 (partly)
Hyla maxima – PETERS, 1873a: 218, 226; PETERS, 1877: 414; BOULENGER, 1882: 349 (partly); NIEDEN, 1923: 300 (partly)
Hyla Faber – PETERS, 1873a: 218, 226
Hyla faber – PETERS, 1877: 414; BOULENGER, 1882: 351 (partly); NIEDEN, 1923: 283

There has been much confusion about the application of this name, since PETERS (1873a) wrongly synonymised *H. geographica* with *H. maxima* Laurenti (= *H. boans (L.)* and *H. geographica* var. sive *semilineata* with *H. faber* Wied. To further complicate the picture, on p. 226 of PETERS' (1873a) article the synonymisations have been confused, probably due to a printer's error, a mistake corrected by PETERS (1877). According to PETERS (1873a) SPIX's figures are poor, but in our opinion this is not true, they are well executed and are easily recognisable. MÜLLER (1922) pointed out that the description of *H. appendiculata* Boulenger fitted perfectly the type specimen of *H. geographica* Spix, and that the latter name had priority. DUELLMAN (1973, 1977) further sorted out the synonymy of this taxon.

The holotype of *Hyla geographica* Spix, 1824 is listed in the old catalogue of the Munich museum under ZSMH 35/0, that of *Hyla geographica* var. sive *semilineata* Spix, 1824 under ZSMH 47/0. Both cannot be located and must be considered lost.

Phrynohyas venulosa (Laurenti)

Hyla zonata Spix, 1824: 41
Hyla zonalis Spix, 1824: pl. XII fig. 1
Hyla bufonia Spix, 1824: 42, pl. XII fig. 2
Hypsiboas bufonia – WAGLER, 1830b: 200
Hypsiboas venulosus – TSCHUDI, 1838: 29 (partly), 72 (partly)
Hyla venulosa – DUMÉRIL & BIBRON, 1841: 560; BURMEISTER, 1856: 106; PETERS, 1873a: 219, 226; BOULENGER, 1882: 364; BAUMANN, 1912: 103; NIEDEN, 1923: 244; MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 76 (partly), 204 (partly); COCHRAN, 1955: 62
Phrynohyas zonata – DUELLMAN, 1956: 35 (partly)
Phrynohyas venulosa – BOKERMANN, 1966: 46, 65; DUELLMAN, 1971b: 11 (partly); LUTZ, 1973: 245; DUELLMAN, 1977: 154 (partly); VANZOLINI, 1981a: XX

WAGLER (1830b) already correctly synonymised *H. zonata (zonalis)* with *H. bufonia,* using the last name. His view was corroborated by PETERS (1873a) and all following authors. Most authors since MIRANDA-RIBEIRO (1926) considered *H. resinifictrix* Goeldi a synonym of *P. venulosa,* but recent fieldwork in the Guianas (LESCURE, 1976; HOOGMOED, pers. obs.) has shown that this is a perfectly good species: *P. resinifictrix* (Goeldi), differing from *P. venulosa* in morphology, ecology and mating call.

COCHRAN informed DUELLMAN (1956: 37) that during her visit to Munich she examined many SPIX types, but that of *H. zonata* was not among them; HELLMICH informed him that he did not know that type. However, it is listed in the old catalogue of the Munich museum under ZSMH 48/0, so we must assume it was lost somewhere in the period between preparation of the catalogue and 1938, when

Cochran visited Munich. The type of *H. bufonia* also could not be located in Munich; as it was examined by Peters (1873a) but not listed in the old catalogue of the Munich museum, it apparently was lost during the last quarter of the nineteenth century.

Phyllomedusa bicolor (Boddaert)

Hyla bicolor – Spix, 1824: 42, pl. XIII figs. 1, 2
Phyllomedusa bicolor – Wagler, 1830b: 201; Tschudi, 1838: 27 (partly), 70 (partly); Duméril & Bibron, 1841: 629 (partly); Peters, 1873a: 220, 226; Nieden, 1923: 337; Miranda-Ribeiro, 1926: 103, 210; Funkhauser, 1957: 38; Bokermann, 1966: 45; Duellmann, 1977: 159; Vanzolini, 1981a: XX

Spix (1824) did not propose a new name for this taxon, but referred to Daudin (1802). From Spix's description it is only clear that he had at least one male and one female. Peters (1873a) did not state how many specimens he examined either. In the old catalogue of the Munich museum there are four entries (one specimen each) for this species, viz., ZSMH 1190/0, 1192/0, 2514/0 and 2515/0. The first two only have as locality "Brazil", whereas the latter two are said to have come from "Rio Tonantin (Tocantins?) Neben-Fl[uss] d[es] Solimoens, Brasil" and in the margin are marked: "Original!". From this we conclude that ZSMH 2514 and 2515 were the specimens figured by Spix (1824). All these frogs cannot be found and we must assume they were destroyed.

Bufo marinus L.

Bufo maculiventris Spix, 1824: 43, pl. XIV fig. 1
Bufo Agua – Spix, 1824: 44, pl. XV; Wagler, 1830b: 207; Tschudi, 1838: 51 (partly), 88 (partly)
Bufo Lazarus Spix, 1824: 45, pl. XVII fig. 1; Wagler, 1830b: 207
Bufo albicans Spix, 1824: 47, pl. XVIII fig. 2
Bufo agua – Temminck & Schlegel, 1838: 106 (partly)
Bufo agua var. A Duméril & Bibron, 1841: 704 (partly)
Bufo marinus – Peters, 1873a: 220 (partly), 221, 222, 226 (partly); Boulenger, 1882: 315 (partly); Nieden, 1923: 138 (partly); Miranda-Ribeiro, 1926: 134 (partly), 216 (partly); Lutz, 1934: 143 (partly); Bokermann, 1966: 17, 21; Müller, 1969: 341; Vanzolini, 1981a: XX
Bufo m. marinus – Müller, 1927: 261; Cei, 1968: 10; Cei, 1972: 86

There have been no problems in the allocation of the four Spix names dealt with here, though earlier authors also included *B. ictericus* Spix in the synonymy of *B. marinus*. According to Spix (1824) there were four syntypes of *B. maculiventris*, two specimens of *B. Agua*, two syntypes of *B. Lazarus* (formerly ZSMH 2513/0) and two of *B. albicans*. Peters (1873a) does not mention how many specimens of *B. maculiventris* and *B. Agua* he examined, but of both *B. Lazarus* and *B. albicans* he examined two specimens. At the moment only two specimens of *B. albicans* are left, one (ZSMH 1140/0) in Munich and one (RMNH 2191) in Leiden. The fact that Peters (1873a) examined two specimens of *B. albicans* from the Munich collection seems to indicate that Spix originally had at least three specimens, two of which he mentioned in his book, omitting the one he sent to Leiden under that name in 1824. As this last specimen was considered to be *B. albicans* by Spix and apparently served to establish his ideas about this taxon, in addition to the material still in Munich, it can be considered a syntype of that nominal taxon. We here select ZSMH 1140/0, a halfgrown specimen with a s-v length of 46 mm, a head length of 14.8 mm and tibia lengths of 17.3 – ? mm, as the lectotype of *Bufo albicans* Spix, 1824. Its condition is not very good, the specimen being flaccid. RMNH 2191 (halfgrown, flaccid and bleached) thus becomes a paralectotype. The Munich specimen agrees fairly well with figure 2 on plate XVIII in size and arrangement of the warts on the anterior part of the back, though we cannot be certain that this specimen served as model.

Of the other three Spix names here dealt with no material could be retraced, either in Munich or in Leiden.

Bufo ictericus Spix

Bufo ictericus Spix, 1824: 44, pl. XVI fig. 1; WAGLER, 1830b: 207 (not certain of allocation); MÜLLER, 1969: 340; CEI, 1968: 10; CEI, 1972: 86; CEI, 1980: 182; VANZOLINI, 1981a: XX
Bufo agua – TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838: 106 (partly)
Bufo Agua – TSCHUDI, 1838: 51 (partly), 88 (partly)
Bufo agua var. C Duméril & Bibron, 1841: 705 (partly)
Bufo marinus – PETERS, 1873a: 220 (partly), 226 (partly); BOULENGER, 1882: 315 (partly); NIEDEN, 1923: 138 (partly); MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 134 (partly), 216 (partly); LUTZ, 1934: 143 (partly)
Bufo marinus ictericus – MÜLLER, 1927: 261
Bufo i. ictericus – COCHRAN, 1955: 26; BOKERMANN, 1966: 21

Following TEMMINCK & SCHLEGEL (1838) most authors considered *B. ictericus* a synonym of *B. marinus*. MÜLLER (1927) pointed out that there were constant differences in colour pattern and in parotoid shape between giant toads from SE Brazil and from Amazonia. He revived *ictericus* as a subspecies of *B. marinus*. LUTZ (1925, 1926b, 1934) described *B. paracnemis* from SE Brazil, but did not mention *B. ictericus*, which he (LUTZ, 1934) apparently still considered a synonym of *B. marinus*. COCHRAN (1950, 1955) treated *ictericus* as a full species with two subspecies, but MÜLLER (1969) showed that the differences between these two "subspecies" were not constant and consequently treated the species as monotypic. CEI (1972) and VANZOLINI (1981a) accepted his views.

SPIX (1824) mentioned two syntypes, PETERS (1873a) did not mention the number of specimens he examined. In the old catalogue of the Munich museum there is no mention of this species. The RMNH received one specimen of this species in 1824 from SPIX, which can be considered a syntype. We here select RMNH 2182 (♀, s-v length 156 mm, head length 50.4 mm, head width 62.5 mm, tibiae 52.5/51.9 mm long, parotoid length 51.2/47.4 mm) from "Brésil" (= province of Rio de Janeiro, Brazil), collected by SPIX, as lectotype of *Bufo ictericus* Spix, 1824. The specimen is bleached to such a degree that it is no longer possible to discern the original pattern. Comparison of the specimen with pl. XVI fig. 1 (SPIX, 1824) shows that there exist differences in the shape of the left parotoid and the bony ridges on the head, which make it unlikely that RMNH 2182 served as model for the figure.

Bufo crucifer Wied

Bufo ornatus Spix, 1824: 45, pl. XVI fig. 2; LUTZ, 1934: 155
Bufo dorsalis Spix, 1824: 46, pl. XVII fig. 2; LUTZ, 1934: 154
Bufo stellatus Spix, 1824: 46, pl. XVIII fig. 1
Bufo scaber – SPIX, 1824: 47, pl. XX fig. 1; LUTZ, 1934: 154
Bufo semilineatus Spix, 1824: 51, pl. XXI fig. 1; LUTZ, 1934: 154
Bufo Spixii Fitzinger, 1826a: 65
Bufo cinctus – WAGLER, 1830b: 207; PETERS, 1873a: 221
Bufo agua – TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838: 106 (partly)
Bufo Agua – TSCHUDI, 1838: 51 (partly), 88 (partly)
Bufo agua var. A Duméril & Bibron, 1841: 704 (partly)
Bufo agua var. C Duméril & Bibron, 1841: 705 (partly)
Bufo melanotis Duméril & Bibron, 1841: 710
Bufo crucifer – PETERS, 1873a: 222, 226; BOULENGER, 1882: 316; NIEDEN, 1923: 144; MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 134 (partly, var. *pfrimeri* = *B. guttatus* Schn.), 216; LUTZ, 1934: 150; COCHRAN, 1955: 18; BOKERMANN, 1966: 19, 22, 23, 24; CEI, 1968: 15; CEI, 1972: 89; CEI, 1980: 200; VANZOLINI, 1981a: XX
Bufo crucifer var. *stellata* – LUTZ, 1934: 153
Bufo crucifer var. *Henseli* Lutz, 1934: 153

Soon after their description it became clear that *B. ornatus, dorsalis, stellatus, scaber* and *semilineatus* represented different ages of the species already described by WIED as *B. crucifer* (WAGLER, 1830b), although some authors (TEMMINCK & SCHLEGEL, 1838; TSCHUDI, 1838; DUMÉRIL & BIBRON, 1841) considered some of these names as synonyms of *Bufo marinus*. Even as recently as 1934 LUTZ treated

part of Spix's nominal species as valid species, part as varieties and still another part as synonyms of *B. crucifer*.

Spix (1824) mentioned two syntypes of *B. ornatus*, five of *B. dorsalis*, whereas the number for *B. stellatus* and *B. semilineatus* was not stated and of *B. scaber* he mentioned two specimens. Peters (1873a) examined two specimens of *B. ornatus*, three of *B. dorsalis* and one each of *B. stellatus*, *B. scaber* and *B. semilineatus*. Lutz (1934) in his discussion of *B. crucifer* gives the impression of having examined the types, although he does not say so explicitly, or else based his information on Peters (1873a), which appears most likely. Cochran (1955) examined the two syntypes of *B. ornatus* (ZSMH 2691/0). At present the following material is still available.

Bufo ornatus	2 hgr., ZSMH 2691/0, 1 hgr. RMNH 2157
Bufo dorsalis	1 ♀, 1 ♂, 1 hgr., ZSMH 1141/0, 1 ♂, RMNH 2189
Bufo stellatus	no material left (not mentioned in old catalogue of the Munich museum)
Bufo scaber	1 ♂, ZSMH 1343/0, 1 ♂, RMNH 2190
Bufo (Oxyrhynchus) semilineatus	1 juv., ZSMH 1331/0 (holotype)

The condition of the material varies from good (RMNH material, ZSMH 2691/0, 1343/0) to fair (ZSMH 1141/0) or bad (ZSMH 1331/0), all material being bleached to a certain degree.

We here make the following selections: ZSMH 2691/0 A (hgr., s-v length 56 mm, tibia lengths 23.1/23.2 mm) as lectotype of *Bufo ornatus* Spix, 1824, ZSMH 2691/0 B and RMNH 2157 becoming paralectotypes; ZSMH 1141/0 A (♀, s-v length 85 mm, tibia lengths 33.2/33.5 mm, specimen figured) as lectotype of *Bufo dorsalis* Spix, 1824, ZSMH 1141/0 B, C and RMNH 2189 becoming paralectotypes.

Some comments seem to be in place. Of *Bufo scaber*, Spix reported a specimen of $3^3/_4$' (= ± 100 mm), a size corresponding with that of figure 1 of plate XX. However, both the Munich and the Leiden specimen are distinctly smaller (respectively 65 mm and ± 62 mm). Here again we may assume that the Leiden specimen (identified on the label as "*Bufo agua*, syn. *B. scabriosus*", under which name it probably was received from Spix) was not included in the number given by Spix (1824) and that the original series consisted of at least three specimens, of which the largest apparently was destroyed. RMNH 2190 has well developed, black nuptial pads on the first and second fingers. It will be noted that there is a difference in the label names here, though both *scaber* and *scabriosus* are from the same Latin word, meaning rough. However, as Spix tended to be a little careless about his use of names (cf. *Hyla zonata/zonalis)* we do not think this difference is very important. It is not clear when the different names arose. As the combination *Bufo scaber* had first been used by Schneider (1799) and also by Daudin (1802) and as Spix (1824) refers to Daudin, we cannot consider his use of the combination as the proposal of a new name and therefore the material still available is not type material of the combination *Bufo scaber* as used by Spix. However, as Fitzinger (1826a) based his replacement name *B. Spixii* on the material Spix (1824) named *B. scaber*, both available specimens can be considered syntypes of *Bufo Spixii* Fitzinger, 1826 and we here select ZSMH 1343/0 (♂, s-v length 65 mm, tibia lengths 27.3/27.2 mm) as lectotype, RMNH 2190 becoming a paralectotype.

Apparently only one specimen of *B. (Oxyrhynchus) semilineatus* was available to start with, and consequently ZSMH 1331/0 can be considered the holotype. The old, round, handwritten (probably by Wagler) parchment label accompanying this specimen reads as follows: „*Bufo/semitaeniatus*/Spix. R. bras. tab /21. f. 1/ Brasilia /(Iter Spixii)."". It is impossible to say whether the name on the label is a wrong notation, or whether the name as it was printed *("semilineatus")* actually was by mistake. There is no doubt about the identity of the specimen, as it is recognisable in plate XXI figure 1 by the presence of three white tubercles near the corner of the mouth.

Brachycephalus ephippium (Spix)

Bufo Ephippium Spix, 1824: 48, pl. XX fig. 2
Brachycephalus ephippium – Wagler, 1830b: 207; Duméril & Bibron, 1841: 729; Peters, 1873a: 222, 226; Jimenez de la Espada, 1875: 120; Boulenger, 1882: 156; Miranda-Ribeiro, 1920: 313; Nieden, 1926: 75; Miranda-Ribeiro, 1926: 177; Cochran, 1955: 5; Bokermann, 1966: 20; Vanzolini, 1981a: XX
Ephippipher Spixii Cocteau, 1835: [10]
Brachycephalus Ephippium – Tschudi, 1838: 49, 87

There have hardly been any problems with the allocation of this name. The distribution of this species is restricted to the coastal area of E. Brazil, from Bahia in the north to São Paulo in the south. Guiana was cited as locality for this species by Duméril & Bibron (1841), Boulenger (1882) and Nieden (1926), but this was based on wrong information, the species certainly does not occur there (Lescure, 1976: 516; Hoogmoed, 1979b).

The holotype of *Bufo Ephippium* Spix, 1824 is still present in Munich (ZSMH 1021/0, ad., s-v length 18 mm). It is in good condition and perfectly matches the description and the figure (both in size and in colour pattern). Cocteau (1835) suggested the replacement name *Ephippipher Spixii* and ZSMH 1021/0 also must be considered the holotype of that name.

Physalaeumus albifrons (Spix)

Bufo albifrons Spix, 1824: 48, pl. XIX fig. 2
Paludicola albifrons – Wagler, 1830b: 206; Peters, 1873a: 223, 226; Boulenger, 1882: 234; Méhelÿ, 1904: 215, 216; Nieden, 1923: 503; Miranda-Ribeiro, 1926: 159 (partly), 221 (partly)
Chaunus marmoratus – Tschudi, 1838: 49 (partly), 87 (partly); Duméril & Bibron, 1841: 646 (partly)
Physalaemus albifrons – Parker, 1927: 460; Bokermann, 1966: 17; Gorham, 1966: 151; Lynch, 1970: 489; Vanzolini, 1981a: XX

The two original syntypes were examined by Peters (1873a) and Méhelÿ (1904), who both provide the s-v length, whereas Peters comments on the rough way in which palate and jaws have been dissected. These specimens (formerly catalogued as ZSMH 49/0 and 50/0) at present cannot be found in Munich and must be considered lost.

Bufo g. granulosus Spix

Bufo globulosus Spix, 1824: 49, pl. XIX fig. 1; Miranda-Ribeiro, 1926: 133, 215
Bufo granulosus Spix, 1824: 51, pl. XXI fig. 2; Wagler, 1830b: 207; Peters, 1864: 81; Peters, 1873a: 224, 226; Boulenger, 1882: 324; Nieden, 1923: 145; Vanzolini, 1981a: XX
Chaunus marmoratus Wagler, 1828a: 744; Wagler, 1830b: 205; Tschudi, 1838: 87 (partly); Duméril & Bibron, 1841: 646 (partly)
Bufo strumosus – Duméril & Bibron, 1841: 716 (partly)
Bufo g. granulosus – Cochran, 1955: 22 (partly); Gallardo, 1965: 110; Bokermann, 1966: 20; Cei, 1968: 12; Cei, 1972: 88

It took a while before it was realised that *B. globulosus* Spix and *B. granulosus* Spix represented the same taxon, before that time they were even regarded as belonging to different genera, but since Peters (1873a) there have been no problems. Gallardo (1965) discussed the relationship between several forms of the *granulosus* complex, treating them as subspecies. Cei (1972) does not agree and assumes that at least part of the subspecies are valid species.

Gallardo (1965) on the authority of Hellmich reported the holotypes of both nominal taxa lost, and we can only confirm this. The type of *B. granulosus* formerly was registered under ZSMH 40/0, that of *B. globulosus* (apparently a juvenile) under ZSMH 41/0

Bufo „group *typhonius*"

Bufo naricus Spix, 1824: 49, pl. XIV fig. 2
Bufo nasutus – Wagler, 1830b: 207 (partly); Tschudi, 1838: 88 (partly)
Bufo margaritifer – Duméril & Bibron, 1841: 718 (partly)
Bufo typhonius – Peters, 1873a: 224 (partly), 226 (partly); Boulenger, 1882: 317 (partly); Nieden, 1923: 139 (partly); Lutz, 1934: 156 (partly); Cochran, 1955: 39 (partly); Bokermann, 1966: 22 (partly); Vanzolini, 1981a: XX (partly)
Oxyrhynchus typhonius – Jimenez de la Espada, 1875: 171 (partly)
Otilophus typhonius – Miranda-Ribeiro, 1926: 135 (partly), 217 (partly)
Bufo t. typhonius – Cei, 1968: 12 (partly); Cei, 1972: 89 (partly)

The taxonomy of the *Bufo typhonius* group is in a state of chaos. Recent fieldwork (a. o. by one of us, MSH) proved that in a number of places in the Amazonian area several species of this complex group occur sympatrically. Constant external morphological differences are difficult to define because of the great variability within the group, but generally there are differences in adult size, number of eggs, breeding call, calling stations and possibly also in serology. Hoogmoed presently is undertaking a revision of the entire group, so we do not wish to interfere here and present premature opinions, because many taxa still have to be delimited properly. We therefore prefer to indicate the nominal species described by Spix (1824) with the notation "group *typhonius*", not making any nomenclatural/taxonomic decisions here. The same reasoning applies to *Bufo nasutus, B. acutirostris* and *B. proboscideus*.

Unfortunately the type specimen, according to Peters (1873a) a young female with a snout-vent length of 39 mm, was lost before the old catalogue of the Munich museum was prepared. At least it is not mentioned in there.

Bufo "group *typhonius*"

Bufo nasutus – Spix, 1824: 50, pl. XIV fig. 3; Wagler, 1830b: 207 (partly)
Bufo margaritifer – Duméril & Bibron, 1841: 718 (partly)
Bufo typhonius – Peters, 1873a: 224 (partly), 226 (partly); Boulenger, 1882: 317 (partly); Nieden, 1923: 139 (partly); Lutz, 1934: 156 (partly); Cochran, 1955 (partly); Bokermann, 1966: 22 (partly); Vanzolini, 1981a: XX (partly)
Oxyrhynchus typhonius – Jimenez de la Espada, 1875: 171 (partly)
Otilophus typhonius – Miranda-Ribeiro, 1926: 135 (partly), 217 (partly)
Bufo t. typhonius – Cei, 1968: 12 (partly); Cei, 1972: 89 (partly)

Spix (1824) tentatively identified his specimen with Schneider's *Bufo nasutus* and thus there was no proposal of a new name involved here. The original specimen on which Spix based his description is still available (ZSMH 1146/0) and has the following morphometric data: s-v length 50.6 mm (Peters, 1873a: 50 mm), head length 15.0 mm, head width 16.4 mm, tibia lengths 18.7/18.8 mm. In contrast to what Peters (1873a) said about the specimen it is a male with vocal sacs, but without nuptial pads. The specimen agrees well with the description and the figure in Spix (1824); at present it is bleached, flaccid and has lost the epidermis.

Bufo "group *typhonius*"

Bufo acutirostris Spix, 1824: 52, pl. XXI fig. 3
Bufo nasutus – Wagler, 1830b: 207 (partly); Tschudi, 1838: 88 (partly)
Bufo margaritifer – Duméril & Bibron, 1841: 718 (partly)
Bufo typhonius – Peters, 1873a: 225 (partly), 226 (partly); Boulenger, 1882: 317 (partly); Nieden, 1923: 139 (partly); Lutz, 1934: 156 (partly); Cochran, 1955: 39 (partly); Bokermann, 1966: 17; Vanzolini, 1981a: XX (partly)
Oxyrhynchus typhonius – Jimenez de la Espada, 1875: 171 (partly)
Otilophus typhonius – Miranda-Ribeiro, 1926: 135 (partly), 217 (partly)
Bufo t. typhonius – Cei, 1968: 12 (partly); Cei, 1972: 89 (partly)

The holotype of *Bufo acutirostris* Spix, 1824 (ZSMH 1147/0, s-v length 35.4 mm (PETERS, 1873a: 37 mm), head length 12.8 mm, head width 13.6 mm, tibia lengths 13.6/13.2 mm) is a young male, fairly well preserved, with the pattern and the structure of the skin still visible. It agrees fairly well with the description and with the figure, though the latter is slightly larger than the specimen itself.

Bufo "group *typhonius*"

Bufo proboscideus Spix, 1824: 52, pl. XXI fig. 4
Bufo nasutus – WAGLER, 1830b: 207 (partly)
Bufo margaritifer – DUMÉRIL & BIBRON, 1841: 718 (partly)
Bufo typhonius – PETERS, 1873a: 225 (partly), 226 (partly); BOULENGER, 1882: 317 (partly); NIEDEN, 1923: 139 (partly); LUTZ, 1934: 156 (partly); COCHRAN, 1955: 39 (partly); BOKERMANN, 1966: 23; VANZOLINI, 1981a: XX (partly)
Otilophus typhonius – MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 135 (partly), 217 (partly)
Bufo t. typhonius – CEI, 1968: 12 (partly); CEI, 1972: 135 (partly)

The holotype of *B. proboscideus* Spix, 1824 (ZSMH 1145/0, ♂, s-v length 47 mm, head length 15.4 mm, head width 15.6 mm, tibia lengths 16.5/15.9 mm) is rather badly preserved, it is flaccid and rather bleached, though part of the original pattern is still visible. It agrees fairly well with the description and, with some imagination, also with the illustration, which is of natural size.

As usual with taxa described in this group, soon after its description *B. proboscideus* was synonymised with *B. typhonius*. JIMENEZ DE LA ESPADA (1875) used the name *Oxyrhynchus proboscideus* for a large species with well developed cephalic crests, a distinctly visible tympanum and a pustulous skin. He was of the opinion that the specimens described under that name were identical with *O. proboscideus* (Spix), but after having studied the specimens concerned, we can say that this is not true and that another taxon is involved. The holotype of *B. proboscideus* Spix is an adult male of only half the size of those described by JIMENEZ DE LA ESPADA, the cephalic crests are hardly developed and covered with skin, the tympanum is indistinct and the skin is smooth. It may suffice to say that *B. proboscideus* Spix constitutes a taxon quite different from the preceding ones *(B. naricus, B. nasutus* and *B. acutirostris)*. Further data will be provided by HOOGMOED in his forthcoming revision of the group.

MYERS & CARVALHO (1945), in describing *Bufo dapsilis,* considered the possibility that their new taxon might be identical with *B. proboscideus* Spix, but rejected this thought on the basis of trivial and invalid arguments, and completely accepted PETERS (1873a) identification of the holotype of *B. proboscideus* as *B. typhonius,* which in our opinion is not correct. Nevertheless, MYERS & CARVALHO (1945) correctly described their specimen as a new taxon, which recently proved to have a much wider distribution than formerly thought (DIXON, 1976; pers. obs. MSH). Again, we will not further expand on this and refer to HOOGMOED's work in progress.

Pipa pipa (L.)

Pipa cururu Spix, 1824: 53
Pipa Curucuru Spix, 1824: pl. XXII figs. 1, 2
Asterodactylus Pipa – WAGLER, 1830b: 199
Pipa Tedo – TSCHUDI, 1838: 55
Asterodactylus pipa – TSCHUDI, 1838: 89
Pipa americana – DUMÉRIL & BIBRON, 1841: 773; PETERS, 1873a: 225, 226; BOULENGER, 1882: 459; NIEDEN, 1923: 17
Pipa pipa – BARBOUR, 1923: 3; MIRANDA-RIBEIRO, 1926: 198, 226; DUNN, 1948: 9; BOKERMANN, 1966: 85; GORHAM, 1966: 4; VANZOLINI, 1981a: XX

Apparently no material of this species from the SPIX collection survived, it is not even mentioned in the old catalogue of the Munich museum, though BARBOUR (1923) cites MÜLLER that the three SPIX types "are still well preserved in the Munich Museum". From the beginning there was no doubt whatsoever that *Pipa cururu/curucuru* was a synonym of *P. pipa,* though BOKERMANN (1966) quite correctly point-

ed out that the material mentioned by SPIX from Bahia (where *P. pipa* does not occur) very probably belonged to *P. carvalhoi* (Miranda-Ribeiro). Examination of the figures shows dermal flaps at the corners of the mouth, but not at the tip of the snout, where one is present as well in *P. pipa*, the rounded bodyform reminds one of *Pipa snethlagae* Müller rather than *P. pipa*. However, we prefer to attribute these differences to the poor quality of the figures and consequently consider *P. cururu* Spix, 1824 and *P. curucuru* Spix, 1824 as synonyms of *P. pipa*.

It should be noted here that there has been some mixing up of numbers in plate XXII. The upper figure (the largest) represents a female and should be number one, whereas the lower (smallest) figure represents a male and should be number two. These observations are corroborated by pencilled changes in the Munich copy of SPIX (1824).

Also, it should be noted that the name "*cururu*" has been misspelled several times, starting with SPIX himself, who wrote „*Curucuru*" (twice) in the caption of plate XXII. WAGLER (1830b) cited SPIX's name as *Pipa Curururu*, TSCHUDI (1838) as *P. currucuru* and *P. curururu*, DUMÉRIL & BIBRON (1841) as *P. curururu*, NIEDEN (1923), BARBOUR (1923) and MIRANDA-RIBEIRO (1926) as *P. curucuru*, BOKERMANN (1966) as *P. cururu* and DUNN (1948) and GORHAM (1966) as *P. cururu* and *P. curucuru*. In the 1981 reprint of SPIX (1824, 1825) and WAGLER (1824) under the title "Herpetology of Brazil" (SSAR), the caption of plate XXII of the frog-part reads: "*Pipa Curururu*" (twice). Comparison with the original books present in Munich and Leiden showed that the caption there, without any doubt read "*Pipa Curucuru*". Closer examination of the reprint showed that the second "r" in "*Curururu*" differed from the first and third by having a thicker vertical leg. Our assumption was that the original "c" had been tempered with and altered into an "r" in the copy of the book used for the reprint. Upon our request dr. KRAIG ADLER (pers. comm.) kindly examined that copy and confirmed our suspicion, the second "r" indeed had been altered from a "c". The use of "*curururu*" in our opinion constitutes a subsequent incorrect spelling of "*curucuru*" and therefore it is not an available name.

Spix (1825)
Reptilia
Crocodilia

Paleosuchus palpebrosus (Cuvier)

Jacaretinga moschifer Spix, 1825: 1, pl. I (?); SPIX, 1826: 601
Crocod[ilus] trigonatus – BOIE, 1826: 118
Crocodilus palpebrosus – FITZINGER, 1827: 742
Champsa palpebrosa – WAGLER, 1830b: 140 (by inference); NATTERER, 1840: 317, 324
Alligator palpebrosus – GRAY, 1831b: 63 (partly)
Alligator Palpebrosus var. A Duméril & Bibron, 1836: 67
Caiman palpebrosus – GRAY, 1844: 67; GRAY, 1872b: 28; BOULENGER, 1889: 296; MÜLLER, 1924a: 315
Jacaretinga trigonatus – VAILLANT, 1898: 171 (SPIX's pl. I), 174
Jacaretinga palpebrosus – VAILLANT, 1898: 171 (SPIX's description only), 173; CARVALHO, 1955: 132
Paleosuchus palpebrosus – SCHMIDT, 1928: 210; MEDEM, 1958: 229 (SPIX's pl. I); WERMUTH & MERTENS, 1961: 352; DONOSO-BARROS, 1966: 17; WERMUTH & MERTENS, 1977: 140; VANZOLINI, 1981a: XX
Crocodylus palpebrosus – WERNER, 1933: 35
Paleosuchus trigonatus – MEDEM, 1958: 229 (SPIX's description only)

SPIX's material of this species apparently no longer exists. No trace could be found of the specimen entered in the old catalogue of the Munich museum as "*Caiman palpebrosus*" under reg. no. ZSMH 138/0. We must assume, with MEDEM (1967), that it is lost (probably was destroyed during World War II). This is especially unfortunate as there are some doubts about the correct identity of *Jacaretinga moschifer* Spix, 1825. Most authors agree that it is a synonym of *Paleosuchus palpebrosus* (Cuvier), the exception being BOIE (1826) who considered both species of *Paleosuchus* as one, for which he

used the name *Crocodilus trigonatus* Schneider. VAILLANT (1898: 173–4) in a footnote pointed out that in his opinion SPIX's *J. moschifer* was a composite of two species, the description being applicable to *P. palpebrosus*, and plate I showing a specimen of *P. trigonatus*. MEDEM (1958, 1967) completely agreed with VAILLANT (1898) and argued (MEDEM, 1958: 230) that in his opinion it was "best placed in the synonymy of *trigonatus*, especially in view of the *trigonatus* pattern of the lower jaw in SPIX's figure, and the configuration of the snout." MEDEM (1967: 142–3) repeats this view, stating "Seria lo más indicado, incluír a *moschifer* definitivamente en la sinonimia de *trigonatus* ya que no solamente la Tabla I de SPIX comprende una ilustración en colores bien elaborada de *trigonatus*, sino también en el texto se notan algunas discrepancias: mientras la descripción del color corresponde a *palpebrosus*, la de la cabeza reza "*caput acutum*" (p. 1), lo que es característico de *trigonatus*." MEDEM's view was not followed by WERMUTH & MERTENS (1961, 1977). We cannot support VAILLANT's and MEDEM's opinion, though we must admit that the snout of the caiman in plate I is rather narrow and pointed and consequently resembles that of *P. trigonatus*. The colour pattern of body and mandible, however, is that of *P. palpebrosus* and not that of *P. trigonatus*, in which the transverse banding of the body is never as distinct as depicted here. VAILLANT's (1898) argument that SPIX's description mentions four lumbar scutes between the hindlimbs, whereas the plate only would show two, is not valid, because the narrowest scale row between the hindlimbs in the plate shows three scales. MEDEM (1958) showed in a satisfactory way that this number is variable in both species of *Paleosuchus*, though much more so in *trigonatus* than in *palpebrosus*. Moreover, we do have some additional information about the lost type specimen, which seems to refute VAILLANT's and MEDEM's opinions. As stated before, the type specimen formerly was catalogued under ZSMH 138/0 and identified as *Caiman palpebrosus* by MÜLLER. As MÜLLER had a special interest in crocodilians and was intimately acquainted with all South American species of caimans (MÜLLER, 1924b: 455) we do not doubt his identification and adhere to the common practice of synonymising *J. moschifer* Spix with *P. palpebrosus* (Cuvier), though we have to admit that plate I is badly executed and might give rise to misinterpretation.

Caiman c. crocodilus (L.)

Jacaretinga punctulatus Spix, 1825: 2, pl. II; SPIX, 1826: 601
Crod. [= *Crocodilus*] *sclerops* – BOIE, 1826: 118
Alligator sclerops – FITZINGER, 1827: 742
Champsa sclerops – WAGLER, 1830b: 140, pl. 7 figs. I, 1–4, 42
Alligator Sclerops – GRAY, 1831b: 62 (partly)
Alligator punctulatus – DUMÉRIL & BIBRON, 1836: 91
Champsa punctulata – NATTERER, 1840: 317, 323
Jacare punctulatus – GRAY, 1844: 65
Jacare punctulata – GRAY, 1872b: 26
Caiman sclerops – BOULENGER, 1889: 294; SIEBENROCK, 1905: 31; SCHMIDT, 1928: 225
Jacaretinga sclerops – VAILLANT, 1898: 182
Jacaretinga crocodilus – MÜLLER, 1924a: 315
Jacaretinga c. crocodilus – WERNER, 1933: 28
Caiman crocodilus – CARVALHO, 1955: 136; VANZOLINI, 1981a: XX
Caiman crocodilus yacare – WERMUTH & MERTENS, 1977: 138

At present no material of this species collected by SPIX is preserved in the Munich or Leiden collections. Formerly there were two SPIX specimens of "*Jacaretinga crocodilus*", from Brazil, registered in the old catalogue of the Munich museum under ZSMH 2481/0 and 2482/0. The former specimen was said to be the "Typus", presumably of *J. punctulatus* Spix, 1824. Unfortunately both specimens apparently were lost during World War II.

WERMUTH & MERTENS (1961) did not list *J. punctulatus* Spix in any of their synonymies, whereas in 1977 they synonymised it with *Caiman crocodilus yacare*, a subspecies of the spectacled caiman, occurring well to the south of the Amazon river, whence SPIX's specimens came ("prope Ecgam, in ripa Soli-

moëns"). As the subspecies of *C. crocodilus* occurring in the northern Amazon basin is the nominate form, *J. punctulatus* Spix must be considered a synonym of *C. c. crocodilus* (L.), an opinion strengthened by SPIX's description and illustration (in which the tell-tale dark spot on the lower jaw, which characterises *yacare*, is not mentioned, respectively shown).

MEDEM (1981) tried to reintroduce the old name *Caiman sclerops* (Schneider) for the species which since many years has been known as *C. crocodilus* (L.). He based this attempt on his apparent aversion of the law of priority (MEDEM, 1981: 53) (which has been accepted by the international scientific community) and on a wrong application of the Rules of Nomenclature. MEDEM himself admits the existence of type material of *Lacerta crocodilus* L., which of course was a mixture of several species, as also evidenced by that type material itself. Apart from the actual type material, LINNAEUS (1758) cited a considerable number of older authors, and consequently the material that formed the basis of their descriptions and/or illustrations, forms part of LINNAEUS' type-series as well. Among these synonyms is plate 104 of SEBA (1734) (which MEDEM (1981: 61) designated as lectotype (iconotype) of *Crocodilus sclerops* Schneider, 1801). The "holotype" of *L. crocodilus* L. is still present in the University of Uppsala (MEDEM, 1981: figs. 41A-C), whereas "paratypes" are present in Uppsala and Stockholm (MEDEM, 1981). As LINNAEUS (1758) did not base his description on a single specimen and did not explicitly name one as holotype either, we must accept that his description was based on a mixed series of syntypes, consisting of actual specimens, plates and descriptions. LÖNNBERG (1896) considered the specimens described by LINNAEUS (1749) in the Amphibia Gyllenborgiana as the "type specimen", but this cannot be a holotype in the sense of the International Code for Zoological Nomenclature, because the 1749 description is not valid. We therefore suggest selection of the specimen indicated by LÖNNBERG (1896) as "type specimen" and by MEDEM (1981) as "holotipo" (Univ. Uppsala, s-v length 60 cm, discoloured and desiccated) as lectotype of *Lacerta crocodilus* L., 1758, in order to prevent further nomenclatural problems that could upset the well established use of *Caiman crocodilus* (L.). MEDEM's (1981) objections against the use of the specific name *crocodilus* for the South American spectacled caiman on the basis of its being a nomen oblitum are not valid, because the 50 years rule (art. 23a and b of the 1964 version of the "Code") was abolished during the XVIIth International Congress of Zoology in Monaco, 1972 (Bull. Zool. Nomencl., 29 (4): 177) and replaced by art. 23 (a–b). As the name *Caiman crocodilus* (L.) is deeply entrenched in modern (especially conservation) literature, it would be very unfortunate indeed to start reusing an old name. We are therefore glad to establish that MEDEM's (1981) action was not based on firm facts and can be disregarded.

Melanosuchus niger (Spix)

Caiman niger Spix, 1825: 3, pl. IV; SPIX, 1826: 602; BOULENGER, 1889: 292; SIEBENROCK, 1905: 38; MÜLLER, 1924a: 316; SCHMIDT, 1928: 213
Cr[*ocodilus*] *lucius* – BOIE, 1826: 118
Alligator lucius – FITZINGER, 1827: 743
Alligator Sclerops – GRAY, 1831b: 62 (partly); DUMÉRIL & BIBRON, 1836: 79 (partly)
Champsa nigra – WAGLER, 1830b: 140 (by inference), pl. 7 F I f. 1–2, figs. 5–41; NATTERER, 1840: 316, 320
Jacare nigra – GRAY, 1844: 65; GRAY, 1872b: 25
Jacaretinga niger – VAILLANT, 1898: 182
Melanosuchus niger – WERNER, 1933: 31; CARVALHO, 1955: 135; WERMUTH & MERTENS, 1961: 352; WERMUTH & MERTENS, 1977: 139

From SPIX's (1825) text it is not clear how many specimens of this taxon were available to him, but according to a citation in TIEFENBACHER (1982: 9) SPIX and MARTIUS collected at least two skeletons of adults. In the old catalogue of the Munich museum three specimens of this species are listed as belonging to the SPIX collection: ZSMH 3/0 as *Caiman niger* (1 skull in the exhibition), 2480/0 as *Jacaretinga nigra* (marked as "Typus") and 3039/0 as *Melanosuchus niger* (1 skull, marked as "Typus"). Moreover, one additional specimen was registered under 3045/0 *(M. niger*, ,,vermutlich N. Brasilien, SPIX?"), which possibly formed part of SPIX's collection. At the moment only two specimens are left:

the juvenile ZSMH 2480/0, completely preserved in spirits, and the adult skull + lower jaw ZSMH 3039/0. ZSMH 2480/0 ("Brasilia, Iter SPIX") is in fair condition, the epidermis has disappeared from head, back and belly but is still present on legs and tail. The s-v length is 250 mm, tail length 298 mm, head length 81.6 mm, head width 36.2 mm, head depth 31.6 mm, 17 rows of dorsals, 2 rows of lumbar scales, 4 rows of postoccipitals, 4 rows of cervicals, 22 rows of ventrals. Although this specimen was not described, nor depicted, we here select it as lectotype of *Caiman niger* Spix, 1825, as it is beyond doubt that it formed part of SPIX's original material. The adult skull + lower jaw ZSMH 3039/0 ("Amazonas, Spix") automatically becomes a paralectotype. According to data on one of the labels accompanying it, this skull belonged to a skeleton that was destroyed by fire in the exhibition in 1944. Measurements of the skull: tip of snout – occipital 43 cm, tip of snout-posterior edge of lower jaw 54.5 cm, distance between corners of lower jaw 22.7 cm, greatest width of skull at quadratojugals 25.5 cm, width of pileus immediately posteriorly of orbits 10.5 cm. According to TIEFENBACHER (1982: 9) this specimen came from the environs of Manaus.

Caiman l. latirostris (Daudin)

Caiman fissipes Spix, 1825: 4, pl. III; SPIX, 1826: 602
Croc[odilus] acutus – BOIE, 1826: 118 (with question-mark)
Alligator fissipes – FITZINGER, 1827: 742
Champsa fissipes – WAGLER, 1830a: pl. XVII; WAGLER, 1830b: 150; NATTERER, 1840: 316, 321
Alligator Sclerops – GRAY, 1831b: 62 (partly)
Alligator Cynocephalus – DUMÉRIL & BIBRON, 1836: 86
Jacare fissipes – GRAY, 1844: 64
Jacare latirostris – GRAY, 1872b: 25 (partly)
Caiman latirostris – BOULENGER, 1889: 293; SIEBENROCK, 1905: 35; SCHMIDT, 1928: 216; CARVALHO, 1955: 136; WERMUTH & MERTENS, 1961: 350; FREIBERG & CARVALHO, 1965: 355
Jacaretinga latirostris – VAILLANT, 1898: 191; WERNER, 1933: 30
Caiman l. latirostris – WERMUTH & MERTENS, 1977: 138

At present only a single adult skull + lower jaw of this species, collected by SPIX in Brazil is extant in the Munich collection (ZSMH 2515/0 a). According to the old catalogue this skull formerly formed part of a complete skeleton, the remainder of which probably was destroyed during World War II. SPIX's description apparently is based on an adult specimen, of which he provided measurements and scalecounts. As the skull at hand is only of a half grown specimen, we have to accept that SPIX had more material at his disposition, of which this was one. We therefore select the skull + lower jaw ZSMH 2515/0 a as the lectotype of *Caiman fissipes* Spix, 1825. Measurements: tip of snout – occipital 18.2 cm, tip of snout – posterior edge of lower jaw 23 cm, distance between corners of lower jaw 9.6 cm, greatest width of skull at quadratojugals ± 11.2 cm (at right hand side a small piece is missing), width of pileus immediately posteriorly of orbits 6 cm, width of snout directly anteriorly of orbits 9.2 cm, tip of snout – orbit 10.7 cm. In each half of the jaws there are 18 teeth. On the left hand side a small hole is present in the upper jaw on the border between premaxilla and maxilla, to accommodate the fourth tooth of the lower jaw.

FREIBERG & CARVALHO (1965) doubt the synonymisation of *C. fissipes* with *C. latirostris* and suggest that further research would be warranted.

Iguana iguana iguana (L.)

Iguana squamosa Spix, 1825: 5, pl. V
Iguana viridis Spix, 1825: 6, pl. VI
Iguana coerulea Spix, 1825: 7, pl. VII (non *Iguana coerulea* Daudin, 1802)
Iguana emarginata Spix, 1825: 7, pl. VIII
Iguana lophyroides Spix, 1825: 8, pl. IX
Iguana delicatissima – Boie, 1826: 118
Iguana tuberculata – Boie, 1826: 118; Fitzinger, 1827: 743; Duméril & Bibron, 1837: 203; Gray, 1845: 186; Peters, 1877: 407, 413; Boulenger, 1885b: 189; Goeldi, 1902: 514
Hypsilophus Iguana – Wagler, 1830b: 147
Iguana Tuberculata – Gray, 1831a: 36
Hypsilophus tuberculatus – Fitzinger, 1843: 55
Iguana i. iguana – Hellmich, 1960: 52; Cunha, 1961: 91; Peters & Donoso-Barros, 1970: 149; Vanzolini, 1981a: XX
Iguana iguana – Lazell, 1973: 7; Etheridge, 1982: 29

Spix (1825) described the present species under five different names, one of which, *Iguana coerulea* Spix, 1824, apparently is a junior primary homonym of *I. coerulea* Daudin, 1802. Spix's mistake was soon recognised by Boie (1826) who synonymised all five names with *I. delicatissima* Laurenti, 1768, at the time generally considered to be identical with *I. tuberculata* Laurenti, 1768 (= *I. i. iguana* (L., 1758)). In a comment Spix (1826) refutes Boie's remarks without giving additional information, only saying that his 1825 text should be carefully reread and that of all described forms several (up to five) specimens are available and in good condition. However, all later authors followed Boie and rightfully considered the five names synonymes of *I. i. iguana.*

Peters (1877) re-examined the Spix material, but unfortunately did not mention how many specimens of each species he examined, as he did for the frogs (Peters, 1873a). The next author with direct access to the type-material of the Spix names is Hellmich (1960), who provided museumnumbers and measurements of the available specimens.

At present seven specimens of *I. i. iguana,* which served as types for Spix's names are present in the Munich collection and one is in Leiden. Two specimens qualify as syntypes of *Iguana squamosa* (♀, ZSMH 537/0; ♂, ZSMH 2716/0), whereas from the old catalogue it is clear that specimens registered under ZSMH 542/0 and ZSMH 3217/0 have been lost during World War II. The meristic data for the two remaining specimens are, respectively for ZSMH 537/0 and 2716/0: s-v length 285 mm, 275 mm, tail length 515 mm, 730 mm, length 4th toe 57 mm, 59 mm, enlarged tooth-like scales on gular fold 12, 10, femoral pores 15/14, 17/18. Both specimens have as collecting locality "Bahiae, Parae", exactly the notation in the original text. ZSMH 537/0 conforms best to the description and illustration of *Iguana squamosa* Spix, 1825 and is here selected as lectotype. ZSMH 2716/0 thus becomes a paralectotype. The condition of both types is poor, ZSMH 537/0 has a completely cut belly, ZSMH 2716/0 has a broken tail and is missing most of the epidermis.

Spix apparently had material of *I. viridis* from two localities: Rio São Francisco and Rio Itapicurú. At present only one specimen of this material remains (♂, ZSMH 540/0, s-v length 250 mm, tail length 710 mm, length 4th toe 51 mm, enlarged tooth-like scales on gular fold 8, femoral pores 14/16). The exact locality is unknown, because both forementioned localities are mentioned on the label. The specimen agrees only partially with the data and picture provided by Spix (1825), which could be explained by the disappearance of the other syntype(s). We here select ZSMH 540/0 as lectotype of *I. viridis* Spix, 1825. Its condition is rather poor, the head, throat and gular fold show several holes caused by small shot, whereas the dorsal surface of the head is split by a small caliber bullet.

Iguana coerulea Spix, 1825 is a junior primary homonym of *I. coerulea* Daudin, 1802. At present no material is left, though in the old catalogue of the Munich museum, under ZSMH 71/0, two specimens

from "Rio S. Francisco, Brasilien" are indicated as "Typus v. *Iguana coeruleo* Spix". We have to assume that these specimens were destroyed during World War II. Apparently this name was based on juveniles.

The description of *I. emarginata* does not give a clue either as to the number of specimens examined, but the description and the illustration of this aberrant specimen are so specific and agree in such detail with ZSMH 535/0, that we have to accept this specimen as the holotype of *Iguana emarginata* Spix, 1825. ZSMH 535/0 is a young specimen from the Rio São Francisco (s-v length 142 mm, tail length 390 mm, length 4th toe 31 mm, enlarged tooth-like scales on gular fold 10, femoral pores 16/16). The name was prompted by the emargination of the gular fold (Spix, 1825: pl. VIII).

I. lophyroides apparently was described on the basis of several syntypes ("non rara") from Rio de Janeiro and Bahia. Hellmich (1960) reported four existing syntypes, two each in ZSMH 536/0 and 546/0, which is in accordance with the data in the old catalogue. At present only three specimens remain in Munich, one in ZSMH 536/0, two in ZSMH 546/0, whereas an additional specimen (received under this name from Spix and reported upon by Boie (1826)) is present in Leiden (RMNH 2780). Of these four specimens ZSMH 546/0 A (s-v length 78 mm, tail length 208 mm, length 4th toe 20 mm, enlarged tooth-like scales on gular fold 8, femoral pores 14/14) agrees best with Spix's description and illustration and is here selected as lectotype of *Iguana lophyroides* Spix, 1825. ZSMH 536/0, 546/0 B and RMNH 2780 become paralectotypes.

There are some discrepancies between our findings and those of Etheridge (1982: 29, 30) concerning types in the Munich collection. E. g. we cannot find any indication either in the catalogue or in the collection that ZSMH 520/0 is a syntype of *I. squamosa* Spix, or for that matter, was a specimen collected by Spix. Actually, according to the old catalogue of the Munich museum it contains "*Liolaemus pictus* D. u. B., Puerto Montt, Südchile, 4 Expl., leg. Heppke" which still is extant. There is no indication that ZSMH 540/0 was the holotype of *I. viridis* Spix, so we preferred to select it as lectotype. ZSMH 535/0 only contains a single specimen, which we regard as the holotype of *I. emarginata* Spix, there is no indication that two specimens were ever registered under this number, as Etheridge (1982: 30) stated.

Uranoscodon superciliosa (L.)

Lophyrus Xiphosurus Spix, 1825: 9, pl. X; Spix, 1826: 602
Lophyrus aureonitens Spix, 1825: 12, pl. XIIIa; Spix, 1826: 603
Uraniscodon superciliosa – Kaup, 1826: 90
Ophryessa superciliosa – Boie, 1826: 119; Fitzinger, 1827: 743
Ophryoessa superciliosa – Wagler, 1830b: 149; Duméril & Bibron, 1837: 238; Gray, 1845: 196; Peters, 1877: 407, 413; Boulenger, 1885b: 111; Goeldi, 1902: 527
Oph[yessa] Superciliosa – Gray, 1831a: 40
Oph[yessa] Margaritaceus – Gray, 1831a: 40 (partly)
Hypsibatus superciliosus – Fitzinger, 1843: 57
Uranoscodon superciliosa – Cunha, 1961: 70; Peters & Donoso-Barros, 1970: 275
Uranoscodon superciliosum – Vanzolini, 1981a: XX, XXI

At present three specimens of this species that served Spix as types for the description of *L. Xiphosurus* are still available: ZSMH 3189/0 (2♂) and RMNH 2915 (1♀, reported by Boie (1826)). Their meristic data are respectively (ZSMH 3189/0 A, B; RMNH 2915): s-v length 113 mm, 114 mm, 127 mm, tail length 251 mm, 280 mm, 301 mm. The two Munich specimens originate from the Rio Solimões, Brazil, the Leiden specimen only is provided with the locality "Brésil". As Spix (1825) expressly stated that under the name *L. Xiphosurus* he described a male, we here select ZSMH 3189/0 B as the lectotype of *Lophyrus Xiphosurus* Spix, 1825. ZSMH 3189/0 A and RMNH 2915 thus automatically become paralectotypes.

According to the old catalogue of the Munich museum ZSMH 113/0 was the "Typus" of *Lophyrus aureonitens* Spix, 1825. Unfortunately this specimen (from Rio Amazonas, Brazil) is no longer present

and presumably was lost during World War II. From the plate and the description it is clear that *L. aureonitens* was a juvenile *U. superciliosa*.

Enyalius catenatus (Wied)

Lophyrus rhombifer Spix, 1825: 9, pl. XI
Lophyrus margaritaceus Spix, 1825: 10, pl. XII fig. 2
Lophyrus albomaxillaris Spix, 1825: 11, pl. XIII fig. 2; Spix, 1826: 603
Ur[aniscodon] rhombifer – Kaup, 1826: 90
Ur[aniscodon] margaritaceus – Kaup, 1826: 90
Ophryessa catenata – Boie, 1826: 119; Fitzinger, 1827: 744
Ophryessa margaritaceus – Fitzinger, 1827: 744
Lophyrus Rhombifer – Spix, 1826: 603
Enyalius catenatus – Wagler, 1830b: 150 (by inference); Boulenger, 1885b: 118; Goeldi, 1902: 525; Etheridge, 1969: 244; Etheridge, 1970b: 118
Enyalius margaritaceus – Wagler, 1830b: 150
Oph[yessa] Rhombifer – Gray, 1831a: 40
Oph[yessa] Margaritaceus – Gray, 1831a: 40
Enyalus rhombifer – Duméril & Bibron, 1837: 231
Hypsibates catenatus – Fitzinger, 1843: 57
Hypsibates margaritaceus – Fitzinger, 1843: 58
Enyalius rhombifer – Gray, 1845: 195
Agama catenata – Peters, 1877: 407, 409
Ophryoëssa catenata – Peters, 1877: 413
Ophryoëssa catenata var. Peters, 1877: 413
Enyalius c. catenatus – Jackson, 1978: 20; Vanzolini, 1981a: XXI

This species was described by Spix (1825) under three different names. According to Etheridge (1969), Spix (1825) depicted an adult male *(L. margaritaceus)*, an adult female *(L. rhombifer)* and a juvenile female *(L. albomaxillaris)*, which show patterns shared by several species of *Enyalius*. At the same time Etheridge reported all type material lost or destroyed and on the basis of measurements of the illustrations came to the conclusion that the three either belonged to *E. catenatus* or to *E. brasiliensis* (Lesson), "so that the synonymy of Spix's three species with *catenatus* must be considered tentative". Since Etheridge's paper it has been established that material of these nominal species, collected by Spix, still exists both in Munich and in Leiden. All specimens involved turned out to belong to *E. catenatus* (distinct from *E. brasiliensis* a. o. by having smooth subdigital lamellae).

Lophyrus margaritaceus Spix was considered a valid species by most authors before 1843. Duméril & Bibron (1837) placed it in the synonymy of their *Enyalus rhombifer* with a question-mark, Fitzinger (1843) still considered it specifically distinct from *catenatus*, Peters (1877) considered the Munich specimens which he examined under this Spix name a variety of *Ophryoëssa catenata*, not realising that he was dealing with males of this sexually dimorphic species, and Boulenger (1885b) listed it without hesitation as a synonym of *E. catenatus* and in this was followed by all recent authors.

At present only one specimen of Spix's original series of *L. rhombifer* is still extant (RMNH 2911, juv., s-v length 41 mm, tail length 68 mm). It is a very young specimen of *E. catenatus*, badly preserved, flaccid, bleached and having lost all of its epidermis. No traces of the original pattern can be discerned. From Spix's description and illustration it is evident that he had before him at least one adult female (Etheridge, 1969) and the juvenile is not mentioned. As we may assume that it helped Spix to establish his concept of *L. rhombifer* (the name under which it was received in Leiden from Munich), it can be considered one of the syntypes. We here select it (RMNH 2911) as lectotype of *Lophyrus rhombifer* Spix, 1825. According to the old catalogue of the Munich museum, ZSMH 110/0 was a type of *L. rhombifer* ("Rio Solimoëns, Brasilien"), but this specimen (probably the one Peters (1877) reported on) has disappeared and must be considered lost.

The only remaining material of *L. albomaxillaris* also is to be found in Leiden. The specimen (RMNH 3058) is a slightly older juvenile than RMNH 2911 and belongs to the same taxon. Its condition also is rather poor, it is also flaccid and bleached, its bones are largely decalcified, but it still shows traces of the original pattern. For instance, it shows a very distinct demarcation between the white upper lips (supralabials, suboculars and lorilabials) and the brown sides and upper surface of the head. The vertebral pattern only is vaguely discernable, whereas the pattern of the limbs and throat is much more distinct. As Spix (1825) mentioned two localities (Pará, Rio de Janeiro) whence he had obtained this taxon, we must assume that he had more specimens before him and consequently we select RMNH 3058 (juv., s-v length 45 mm, tail length 89 mm, tibiae 13/11.8 mm, length left hindlimb 42 mm, scales around midbody 155) as lectotype of *Lophyrus albomaxillaris* Spix, 1825. The specimen formerly registered under ZSMH 501/0 from "Brasilien" and indicated as type of this nominal taxon, now apparently is lost.

Jackson (1978) examined both RMNH 2911 (lectotype *L. rhombifer)* and RMNH 3058 (lectotype *L. albomaxillaris)* and identified them as *E. c. catenatus* (Wied) (Jackson in litt. to Hoogmoed 21-II-1976; Jackson, 1978: 20). We do not feel very confident about this identification because both specimens are in poor condition and seem to combine characters of *E. c. catenatus* and *E. c. pictus* (Wied) (the enlarged supraoculars are smooth and smaller than or equal to the circumorbitals, ventrals keeled). We therefore prefer to refer to them as *E. catenatus* (Wied).

At present three syntypes of *L. margaritaceus* are still extant, two in Munich (ZSMH 2743/0) and one in Leiden (RMNH 3061). Of these three only RMNH 3061 was examined by Jackson (1978) for his revision of the genus *Enyalius*. According to him (Jackson, 1978: 20) this was a specimen of *E. c. catenatus* and consequently he listed *L. margaritaceus* as a synonym of that taxon.

The three syntypes (all ♂; s-v length, of respectively ZSMH 2743/0 A, B; RMNH 3061, 90 mm, 89 mm, 95 mm, tail 195 mm, 197 mm, 204 mm, tibiae 29.6/29.9 mm, 27.8/27.5 mm, 30.1/30.3 mm long, scales around midbody 138, 146, 141), using Jackson's (1978) key and descriptions, key out to *E. catenatus,* though it is not possible for us to say to which subspecies, because they apparently combine characters of both *E. c. catenatus* and *E. c. pictus.* The canthus rostralis is distinctly curved inward and only reaches $^2/_3$–$^3/_4$ the distance between supraciliars and nasal; the supraoculars are smooth, distinctly enlarged near the circumorbital scales and diminish in size towards the supraciliars; the circumorbital scales are as large as or slightly larger than the enlarged supraoculars and are distinct from the surrounding head scales, which are slightly convex and have a smooth appearance, as does the upper surface of the head; the parietal is nearly as wide as long; the two postmentals are wider than long; the mental is much wider than long; ventrals keeled; infratibials weakly keeled, as wide as long; the subdigital lamellae are smooth; the scales on the sole are relatively large, indistinctly keeled and slightly imbricate; scales on the tail are in oblique vertical rows, forming verticils with 6–5 dorsal and 4–3 ventral scales; the tibiae are 30.89–33.22% of the snout-vent length; when the hindlimb is carried forward along the body, the heel (nearly) reaches the tympanum and the fourth toe extends beyond the tip of the snout; the throat is purplish with a distinct, sharply circumscribed white patch on the lowermost part of the gular sac. This combination of characters does not exactly fit any of the subspecies of *catenatus* distinguished by Jackson (1978), though it is quite obvious that the specimens certainly do not belong to *bibronii* Boulenger. As we lack enough comparative material we leave the decision as to which taxon exactly these syntypes of *L. margaritaceus* should be referred to, to future workers.

We here select ZSMH 2743/0 A as lectotype of *Lophyrus margaritaceus* Spix, 1825 because it shows a distinct row of supratemporals, as does the specimen depicted on plate XII figure 1 (Spix, 1825). ZSMH 2743/0 B and RMNH 3061 become paralectotypes. The illustration is slightly larger than natural size of any of the two Munich syntypes, but approximately agrees in size with RMNH 3061. From Spix's (1825) text it is clear that he based his description of *L. margaritaceus* on several specimens, which originated from Bahia and the Solimõës. There is no way of ascertaining how many specimens Spix originally had, but the locality Solimõës probably is wrong, because *E. catenatus* is not known from the Amazonian forest (Etheridge, 1969, 1970b; Jackson, 1978). The only species of *Enyalius*

known from the Amazonian region is *E. leechii* Boulenger, known only from a single specimen from Santarem and distinguished from all other species of *Enyalius* except *E. brasiliensis* (Lesson) by having distinctly keeled subdigital lamellae.

Plica umbra ochrocollaris (Spix)

Lophyrus ochrocollaris Spix, 1825: 10, pl. XII fig. 2
Ur[aniscodon] Umbra – Kaup, 1826: 90
Ophryessa ochrocollaris – Boie, 1826: 119; Fitzinger, 1827: 744 (by inference)
Hypsibatus Umbra – Wagler, 1830b: 150; Fitzinger, 1843: 58
Oph[yessa] Picta – Gray, 1831a: 40 (partly)
Uperanodon ochrocollare – Duméril & Bibron, 1837: 248
Uraniscodon umbra – Gray, 1845: 223; Boulenger, 1885b: 179; Goeldi, 1905:
Hyperanodon umbra – Peters, 1877: 408, 413
Plica umbra – Cunha, 1961: 80
Plica umbra ochrocollaris – Etheridge, 1970a: 251; Etheridge, 1970c: 231 (partly); Vanzolini, 1981a: XXI (partly)

Spix (1825) reports this taxon from "sylvis fluminis Amazonum" and from his description it is not clear how many specimens he had before him. According to the old catalogue of the Munich museum ZSMH 747/20 was one of the types, but it is no longer extant and apparently was lost during World War II. The Leiden collection contains one Spix specimen, which can be assumed to have formed part of the type series. The specimen (RMNH 2899, ♂, s-v length 75 mm, tail length 174 mm) is in fair shape, it is missing part of the epidermis and its colours have faded, though the pattern on the posterior part of the head and adjacent region of the neck is still distinct. It is clear that this specimen is not the one described or pictured, it is slightly smaller, has only 12 scales in the crest on the neck and has a pattern differing in details from the one depicted. Nevertheless, as this seems to be the only syntype left, we here select it as lectotype of *Lophyrus ochrocollaris* Spix, 1825.

Plica plica (L.)

Lophyrus Panthera Spix, 1825: 11, pl. XIII fig. 1
Ur[aniscodon] picta – Kaup, 1826: 91 (partly)
Ophr[yessa] Panthera – Boie, 1826: 119
Lophyrus (Ophryessa) ochrocollaris – Fitzinger, 1827: 744
Hypsibatus pictus – Wagler, 1830b: 150 (partly); Fitzinger, 1843: 58 (partly)
Oph[yessa] Picta – Gray, 1831a: 40 (partly)
Uperanodon pictum – Duméril & Bibron, 1837: 251 (partly)
Uraniscodon pictum – Gray, 1845: 223 (partly)
Hypsibatus panthera – Peters, 1877: 413
Uraniscodon plica – Boulenger, 1885b: 180; Goeldi, 1902: 522
Plica plica – Cunha, 1961: 78; Etheridge, 1970a: 242
Plica umbra ochrocollaris – Etheridge, 1970c: 231 (partly); Vanzolini, 1981a: XXI (partly)

The only record available for a specimen of this species collected by Spix is in the old catalogue of the Munich museum, from which it is clear that ZSMH 746/20 probably was the type of *L. Panthera* Spix, 1825. Unfortunately this specimen is now lost. The specimen described by Spix was long considered a synonym of *Agama picta* Wied (= *Enyalius catenatus pictus* (Wied)). From Peters' (1877) text it is clear that only one type specimen of *L. Panthera* was involved and he was inclined to consider it a juvenile specimen of *Hypsibatus punctatus* Duméril & Bibron (= *Plica plica (L.) but for the low number of labials. In the end he decided to treat it as a separate species: H. panthera.* Boulenger (1885b) correctly associated *L. Panthera* Spix with *P. plica* and so did Etheridge (1970a). Strangely enough Etheridge (1970c) associated *L. Panthera* Spix with *P. umbra ochrocollaris* and so did Vanzolini (1981a).

We would like to point out that although the type specimen is lost, there can be no doubt about its being a juvenile *Plica plica* (L.). This is clear from the description (colour description, banding on body and limbs, large interparietal scale, rounded tail, snout-vent length) and the illustration (pattern on body and limbs, ditto on interparietal, presence of spine-like scales in front of ear, depressed body, long slender limbs), which both clearly point to *Plica plica* (L.) and not to *P. umbra ochrocollaris* (Spix).

Tropidurus torquatus torquatus (Wied)

Agama hispida Spix, 1825: 12 (partly, as far as description regards female)
Agama tuberculata Spix, 1825: pl. XV fig. 1; Boie, 1826: 119
Trop[*idurus*] *Tuberculata* – Gray, 1831a: 41 (partly)
Tropidurus torquatus – Fitzinger, 1827: 745 (partly); Wagler, 1830b: 147 (partly); Fitzinger, 1843: 72 (partly); Peters, 1877: 409; Boulenger, 1885b: 176; Goeldi, 1902: 518; Peters & Donoso-Barros, 1970: 270; Vanzolini et al., 1980: 102 (partly)
Ecphymotes torquatus – Duméril & Bibron, 1837: 344 (partly)
Taraguira torquata – Gray, 1845: 220 (partly)
Tropidurus t. torquatus – Burt & Burt, 1931: 298; Cunha, 1961: 74
Tropidurus hispidus – Vanzolini, 1981a: XXI (partly)

Spix (1825) apparently had his plates made before he wrote the text of the book and when the drawings were made he discerned between *Agama hispida* and *A. tuberculata.* Only later he came to the conclusion that they represented the same species and that the first name applied to the male, the second to the female. There has been much confusion whether Spix's original assumption was right and both names were either treated as one species or as two different ones, until Peters (1877) examined the Spix material again and pointed out that two species were involved: *Tropidurus torquatus* and *T. hispidus.* His opinion has been accepted by all subsequent authors, though there was much dispute whether these two taxa deserved the rank of species or subspecies. Pending an extensive study of this lizard group (Vanzolini et al., 1980), which seems to be composed of a superspecies, including species with their own „Rassenkreis", we here accept a moderately conservative view and regard them as subspecies (also see below).

From Peters' (1877) text it could be concluded he only saw one specimen, a female, of *A. tuberculata* and several males of *A. hispida.* As the Munich collection at present contains two specimens of *T. t. torquatus* collected by Spix, we nevertheless must assume Spix had several specimens at his disposal.

Hellmich (1960) reported the existence of the type of *Agama tuberculata* Spix, 1824 (ZSMH 531/0). This specimen is still available in the Munich collection, where an additional specimen collected by Spix (ZSMH 523/0) was found. Both specimens are females, their respective meristic data are: s-v length 75 mm, 64 mm, tail length 112 mm, 108 mm, scales around midbody 112, 108, of which 44 ± 4, 48 are keeled. The preservation of both specimens is poor, they are flaccid, of both the tail is broken and of ZSMH 531/0 the right flank is torn open. Attached to ZSMH 531/0 is an old label in Wagler's handwriting: "*Agama*..., *Tropidurus torquatus* Wied, *Agama torquatus* Spix, Taf. XV fig. 1 Brasil". ZSMH 531/0 agrees best with the description and the illustration and is here selected as lectotype of *Agama tuberculata* Spix, 1824. ZSMH 523/0 becomes a paralectotype. Apparently these specimens are the ones from Rio de Janeiro, which was one of the two localities mentioned by Spix (1825: 13).

Tropidurus torquatus hispidus (Spix)

Agama hispida Spix, 1825: 12 (partly, as far as the description regards male), pl. XV fig. 2; Boie, 1826: 119
Agama nigrocollaris Spix, 1825: 13, pl. XVI fig. 2
Agama cyclurus Spix, 1825: 14, pl. XVII fig. 1
Uraniscodon hispida – Kaup, 1826: 91
Tropidurus torquatus – Fitzinger, 1827: 745 (partly), 746; Wagler, 1830b: 147 (partly); Vanzolini et al., 1980: 102 (partly); Vanzolini, 1981a: XXI

Trop[*idurus*] *Torquatus* – GRAY, 1831a: 41 (partly)
Trop[*idurus*] *Tuberculata* – GRAY, 1831a: 41 (partly)
Trop[*idurus*] *Cyclurus* – GRAY, 1831a: 42
Ecphymotes torquatus – DUMÉRIL & BIBRON, 1837: 344 (partly)
Tropidurus microlepidotus Fitzinger, 1843: 72
Taraguira torquata – GRAY, 1845: 220 (partly)
Tropidurus hispidus – PETERS, 1877: 410, 413, 414; BOULENGER, 1885b: 177; GOELDI, 1902: 521; PETERS & DONOSO-BARROS, 1970: 265; VANZOLINI, 1981a: XXI
Tropidurus torquatus hispidus – BURT & BURT, 1931: 296; HELLMICH, 1960: 32; CUNHA, 1961: 76

Originally SPIX (1825) differentiated between *A. tuberculata* and *A. hispida,* but in the final publication he considered them respectively female and male of one species (see above). *A. nigrocollaris* and *A. cyclurus* already were correctly synonymised by BOIE (1826) and KAUP (1826), an opinion shared by all subsequent authors and substantiated by our own examination of the type material still available.

From PETERS' (1877) text it is obvious he saw several male specimens of the present taxon under the name *A. hispida.* At present in the Munich collection only one specimen, a female at that (ZSMH 524/0, is present and said to be a ,,nicht näher bezeichneter Cotypus" (HELLMICH, 1960). As this specimen clearly qualifies as *T. t. hispidus* we are inclined to consider it as one of SPIX's original syntypes, despite the fact that it is not a male. The same applies to RMNH 2912, another female, which according to label and catalogue data, and according to BOIE (1826) was received under the name *Agama hispida* from the Munich Museum. For these reasons we also accept it as being one of the SPIX syntypes. The meristic data for these two specimens is, respectively: s-v length 90 mm, 95 mm, tail length 94 mm, 83 + (tip missing) mm, scales around midbody 74 ± 3, 74, of which 32 ± 3, 43 are keeled. ZSMH 524/0 is flaccid, the skin of the neck is torn open, RMNH 2912 is in good condition, except that on several parts of the body the epidermis has disappeared. Neither one of these two specimens agrees with the illustration provided by SPIX, but they do agree with the more general part of the description in which is stated that the dorsal scales are keeled, larger than the ventrals, which is exactly the character that separates *torquatus* and *hispidus.* Because of its better preservation we here select RMNH 2912 as lectotype of *Agama hispida* Spix, 1825, ZSMH 524/0 automatically becoming a paralectotype. Apparently these specimens are the ones from Bahia, the other locality to which SPIX (1825) alluded in his description.

According to PETERS (1877) there were two specimens of *A. nigrocollaris* and both are still present in the Munich collection (ZSMH 528/0 A, B: ♀, juv. ♀, s-v length 69 mm, 45 mm, tail length 109 mm, 72 mm, scales around midbody 70, 68 ± 3, of which 30, 26 ± 3 are keeled). They do agree with the description and ZSMH 528/0 A rather nicely agrees with the illustration. We therefore select ZSMH 528/0 A as the lectotype of *Agama nigricollis* Spix, 1825 and ZSMH 528/0 B as paralectotype. According to SPIX (1825) these specimens came from the interior of Bahia.

The old catalogue of Munich museum lists ZSMH 530/0 as a specimen of *Tropidurus hispidus,* collected by SPIX, but as this specimen now apparently is lost, it is impossible to say whether it belonged to *hispidus* or *torquatus.* We therefore did not include it in table 5.

PETERS (1877) examined one juvenile *T. t. hispidus* which served SPIX (1825) as type for his *A. cyclurus.* This specimen is still extant (ZSMH 525/0) although it is in poor condition, once having dried out, and with the skin torn at many parts of the body. Because of this no reliable meristic data could be taken. It is clear, however, that the dorsal scales are keeled and larger than the ventrals, which makes its identification as *T. t. hispidus* possible. As it closely agrees with SPIX's (1825) illustration in size of the interparietal, total size and very spinose dorsal scales, we assume SPIX only had this specimen available and thus it should be considered the holotype of *Agama cyclurus* Spix, 1825, which according to the original description originated from the vicinity of Bahia.

Platynotus semitaeniatus (Spix)

Agama semitaeniata Spix, 1825: 13, pl. XVI fig. 1; Boie, 1826: 119; Fitzinger, 1827: 745; Gray, 1845: 220
Platynotus semitaeniatus Wagler, 1830b: 146 (by inference); Schmidt & Inger, 1951: 451; Vanzolini et al., 1980: 94; Vanzolini, 1981a: XXI
Trop[idurus] Semitaeniatus – Gray, 1831a: 41
Steirolepis semitaeniata – Fitzinger, 1843: 73
Tropidurus (Platynotus) semitaeniatus – Peters, 1877: 414
Tropidurus semitaeniatus – Boulenger, 1885b: 178; Goeldi, 1902: 521; Peters & Donoso-Barros, 1970: 269

Peters (1877) reported the presence of three of Spix's syntypes in the Munich collection. At present these three specimens (ZSMH 116/0 A, B, C) are still extant, whereas an additional one was found in Leiden (RMNH 2907). The latter specimen was mentioned by Boie (1826). The meristic data of these specimens are, respectively: sex ♀, ♀, subad. ♀, ♀, s-v length 55 mm, 60 mm, 40 mm, 64 mm, tail length 96 mm, 109 mm, 71 mm, 121 mm, scales around midbody 168, 162, –, 167. The Munich specimens are flaccid, wrinkled and have broken tails; the Leiden specimen is in good condition, with an intact tail, lacking its epidermis in some places only and with a slightly crushed anterior part of the head. ZSMH 116/0 A agrees most closely with the measurements in Spix's description. RMNH 2907 approximately has the same size as the illustration, but its pattern is more gaudy, having lighter spots sprinkled on the back and the vertebral stripe reaching the base of the tail. Because of its much better condition we here select RMNH 2907 as lectotype of *Agama semitaeniata* Spix, 1825. The three specimens in ZSMH 116/0 automatically become paralectotypes. Apparently Spix (1825) had more material available then is present now, because in the description he alludes to male and female, and all known syntypes are females.

Wagler (1830b) based his genus *Platynotus* on this taxon. Strangely enough it was not mentioned by Duméril & Bibron (1837). Peters (1877), after examining all Spix's types of *torquatus, hispidus* and *semitaeniatus* in the Munich collection came to the conclusion that *Platynotus* could hardly be considered a subgenus of *Tropidurus* and since that time virtually all authors (except Amaral (1932), who described it under the name *Tapinurus scutipunctatus)* considered it a member of the genus *Tropidurus*. Schmidt & Inger (1951) resurrected *Platynotus* on the basis of its very flattened habit and in this they were followed by Vanzolini et al. (1980) and Vanzolini (1981a). We also are inclined to consider this a valid argument and acted accordingly.

Polychrus marmoratus (L.)

Polychrus marmoratus – Spix, 1825: 14, pl. XIV; Boie, 1826: 119 (partly); Fitzinger, 1827: 745; Wagler, 1830b: 149 (by inference); Duméril & Bibron, 1837: 65; Gray, 1845: 183; Peters, 1877: 410, 414; Boulenger, 1885b: 98; Goeldi, 1902: 517; Peters & Donoso-Barros, 1970: 234; Vanzolini, 1981a: XXI
Polychrus virescens – Wagler, 1828b: pl. XII; Fitzinger, 1843: 61 (partly)
Polychrus Marmoratus – Gray, 1831a: 47
Polychrus m. marmoratus – Cunha, 1961: 88

Though purportedly Spix's (1825) book only dealt with new Brazilian species, there never has been any doubt that here Spix described the well known *Lacerta marmorata* L. Although Spix does not refer to Linnaeus' description, there hardly can be any doubt that he does not intend to make a proposition for a new name here, because the species was widely known and had been published in the combination *P. marmoratus* by several well known and widely read writers. Therefore we do not consider this description as constituting a new one.

At present the Munich collection contains one specimen collected by Spix (ZSMH 488/0, ♀ + 7 eggs, s-v length 149 mm, tail length 390 mm) and depicted by him in pl. XIV and also again by Wagler (1828b: pl. XII, specimen on the right). Another specimen ZSMH 487/0 with locality "Brazil", but without collector, has been depicted by Wagler (1828b) on the same plate on the left. These specimens cannot be considered types.

Polychrus acutirostris Spix

Polychrus acutirostris Spix, 1825: 15, pl. XIVa; SPIX, 1826: 603; WAGLER, 1828b: p. 3 of text pl. XII; WAGLER, 1830b: 149; BOULENGER, 1885b: 99; GOELDI, 1902: 517; HELLMICH, 1960: 49; PETERS & DONOSO-BARROS, 1970: 233; VANZOLINI et al., 1980: 98; VANZOLINI, 1981a: XXI
Polychrus marmoratus – BOIE, 1826: 119 (partly)
Ecphymotes acutirostris – FITZINGER, 1827: 745; GRAY, 1845: 185
P[olychrus] Acutirostris – GRAY, 1831a: 47
Laemanctus acutirostris – DUMÉRIL & BIBRON, 1837: 75
Polychrus marmoratus acutirostris – CUNHA, 1961: 87

The old catalogue of the Munich museum lists one specimen of this species (ZSMH 490/0), which probably was the type. It could not be found anymore, and we have to assume it was destroyed during World War II.

?*Anolis p. punctatus* Daudin

Anolis violaceus Spix, 1825: 15, pl. XVII fig. 2; BOIE, 1826: 119; WAGLER, 1830b: 148
Anolis Sebae – FITZINGER, 1827: 746
Anolis Violaceus – GRAY, 1831a: 46
Anolis punctatus – DUMÉRIL & BIBRON, 1837: 112; GRAY, 1845: 205; PETERS, 1877: 410, 414; BOULENGER, 1885b: 57; GOELDI, 1902: 528
Dactyloa punctata – FITZINGER, 1843: 67
Anolis p. punctatus – PETERS & DONOSO-BARROS, 1970: 64; VANZOLINI, 1981a: XXI

WAGLER (1830b: 148) in a footnote commented upon *Anolis violaceus* Spix, stating that it was based on a very young and damaged specimen, and that the name better could be suppressed. From this it can be concluded that there was only the single holotype, which apparently also was examined by PETERS (1877), but of which at present no trace can be found in the Munich catalogue or collection.

Although the presently, widely accepted, opinion is that *A. violaceus* is a synonym of *A. punctatus*, we have our doubts about this notion and feel that it might as well be a synonym of *A. ortonii* Cope, with which *A. violaceus* agrees much more in body colour and pattern than with *A. punctatus*. However, because of the nomenclatorial problems involved *(violaceus* would have priority over *ortonii)*, because no type specimen is present, and because we are not completely certain of our divergent identification, we refrain from taking this step and hesitatingly confirm ourselves with the present usage.

Hemidactylus mabouia (Moreau de Jonnès)

Gecko aculeatus Spix, 1825: 16, pl. XVIII fig. 3; SPIX, 1826: 603
?*Gecko cruciger* Spix, 1825: 16
?*Lophyrus cruciger* Spix, 1825: pl. XIII fig. 3
Gecko spec.? – BOIE, 1826: 119
Gecko armatus? – BOIE, 1826: 119 (partly)
Hemidactylus armatus – FITZINGER, 1827: 746 (by inference); WAGLER, 1830b: 143 (partly); FITZINGER, 1843: 105 (partly)
Gecko Mabuia – GRAY, 1831a: 51 (partly)
Hemidactylus Mabouia – DUMÉRIL & BIBRON, 1836: 362 (partly); GRAY, 1845: 154 (partly)
Hemidactylus tuberculosus – PETERS, 1877: 411 (partly), 414 (partly)
Hemidactylus mabouia – BOULENGER, 1885a: 122 (partly); GOELDI, 1902: 510 (partly); CUNHA, 1961: 52; WERMUTH, 1965: 79; VANZOLINI, 1968a: 60; KLUGE, 1969: 28; PETERS & DONOSO-BARROS, 1970: 142; VANZOLINI, 1978: 328; VANZOLINI, 1981a: XXI

At present two syntypes of *Gecko aculeatus* Spix, 1824 are extant in the Munich collection (ZSMH 166/0 A, B; ♂, ♂, s-v length 53 mm, 61 mm, tail length 15 + ... mm, 51 (of which 46 mm are regenerated) mm, femoral/preanal pores 35, 33). In ZSMH 166/0 A traces of the pattern, consisting of transversely placed ∧-shaped bands with concave arms, are still recognisable (one on the neck, three on the

body, one on the base of the tail). This same specimen has a label, saying "166/0 a Typus von *Gecko aculeatus* Spix, Rio de Janeiro Spix leg.", tied to its right arm. As this specimen agrees in size with the illustration in Spix (1825) and fairly well with the description (though it has 35 preanal/femoral pores, instead of 32), we here select it as the lectotype of *Gecko aculeatus* Spix, 1825; ZSMH 166/0 B automatically becomes a paralectotype. For good measure the specimens were checked against the recent description of *Hemidactylus agrius* Vanzolini, but it soon became clear that these specimens are true *H. mabouia* (cf. Vanzolini, 1978).

Originally Spix (1825) figured *cruciger* as a member of *Lophyrus,* but in his text (apparently prepared after the plates were ready (Spix, 1825: 13)) associated it with *Gecko.* Close examination of the illustration (Spix, 1825: pl. XIII fig. 3) convinced us that the identification of *cruciger* with a gekkonid is very unlikely. In particular the shape and size of the head and the shape, size and arrangement of the toes on the hindlimbs are to us more reminiscent of an *Anolis* (possibly *A. fuscoauratus* d'Orbigny) than of a gekko. Unfortunately Spix (1825) did not allude to the obvious discrepancy in names between text and plate, so we are not aware of his reasons for making this change. The specimen Spix used for his very brief and exceptionally useless description already was lost at the time Peters (1877) studied the Spix collection and only on the basis of the fact that the back was said to be tuberculous ("verrucoso"), he assumed that it was identical with *H. mabouia* and in this assumption was followed by all subsequent authors. We do not feel very comfortable about this synonymization and only hesitatingly put it in the synonymy of *H. mabouia.*

Phyllopezus p. pollicaris (Spix)

Thecadactylus pollicaris Spix, 1825: 17, pl. XVIII fig. 2; Spix, 1826: 603
Gecko armatus? – Boie, 1826: 119 (partly)
Ascalobotes pollicaris – Fitzinger, 1827: 746
Hemidactylus armatus – Wagler, 1830b: 143 (partly); Fitzinger, 1843: 105 (partly)
Gecko Mabuia – Gray, 1831a: 51 (partly)
Hemidactylus Mabouia – Duméril & Bibron, 1836: 362 (partly); Gray, 1845: 154 (partly)
Hemidactylus tuberculosus – Peters, 1877: 411 (partly), 414 (partly)
Hemidactylus mabouia – Boulenger, 1885a: 122 (partly); Goeldi, 1902: 10 (partly)
Phyllopezus pollicaris – Müller & Brongersma, 1933: 160; Vanzolini et al., 1980: 85; Vanzolini, 1981a: XXI
Phyllopezus p. pollicaris – Vanzolini, 1953b: 354; Hellmich, 1960: 20; Wermuth, 1965: 147; Vanzolini, 1968a: 51; Vanzolini, 1968b: 100; Peters & Donoso-Barros, 1970: 226

The four syntypes of this species were extensively discussed by Müller & Brongersma (1933), who also selected a lectotype (ZSMH 2510/0), which they called „der Typus". At that moment three specimens were available in Munich (ZSMH 2510/0, 165/0 A, B) and one in Leiden (RMNH 2750). Hellmich (1960: 20) reported that all Munich material („1 Holotypus und 2 Paratypoide") had been destroyed during World War II. However, during the present study we did find ZSMH 165/0 A, B (♂, ♀, s-v length 75 mm, 69 mm, tail length 67 mm, 69 mm, of which 62 mm, 67 mm are regenerated), and also RMNH 2750 is still extant. The lectotype really seems to have been lost. When in the future the need arises to indicate a neotype, it should preferably be selected from the three remaining paralectotypes, which are all in good condition.

Gymnodactylus g. geckoides Spix

Gymnodactylus geckoides Spix, 1825: 17, pl. XVIII fig. 1; Wagler, 1830b: 144; Peters, 1877: 411, 414; Boulenger, 1885a: 39; Goeldi, 1902: 511; Vanzolini, 1981a: XXI
Ascalobotes geckoides – Boie, 1826: 119; Fitzinger, 1827: 746
Cyrtodactylus Spixii Gray, 1831a: 52
Gymnodactylus scaber – Duméril & Bibron, 1836: 421 (partly, with question-mark)
Gonyodactylus spinulosus Fitzinger, 1843: 92
Gymnodactylus Geckoides – Gray, 1845: 175 (partly)

Gymnodactylus g. geckoides – VANZOLINI, 1953a: 252; WERMUTH, 1965: 53; VANZOLINI, 1968a: 48; VANZOLINI, 1968b: 96, 97; PETERS & DONOSO-BARROS, 1970: 135; VANZOLINI et al., 1980: 79

GRAY (1831a) suggested *Cyrtodactylus Spixii* and FITZINGER (1843) *Gonyodactylus spinulosus* as replacement names for this taxon, but they did not state any reasons for doing this.

Some early authors (DUMÉRIL & BIBRON, 1836) were of the opinion that this was another Mediterranean species incorrectly reported from Brazil (cf. *Natrix maura, Malpolon monspessulanus, Mauremys leprosa).* PETERS (1877), though confirming its specific identity, also repeated this opinion („In den mediterranen Gegenden zu Hause, kann wohl durch Schiffe nach Amerika gebracht sein") in a slightly adapted form. Since then it has been shown that this is a species endemic to the dry regions of eastern South America (WERMUTH, 1965).

There is no mention of this species in the old catalogue of the Munich museum, neither could we find any specimens. Thus, apparently the type(s) of *Gymnodactylus geckoides* Spix, 1824, at the same time being the type(s) of the replacement names *Cyrtodactylus Spixii* Gray, 1831 and *Gonyodactylus spinulosus* Fitzinger, 1843, has (have) been lost during the latter part of the nineteenth century.

Tupinambis nigropunctatus Spix

Tupinambis nigropunctatus Spix, 1825: 18, pl. XX; BOIE, 1826: 119 (with question-mark); PETERS, 1877: 411; BOULENGER, 1885b: 337; GOELDI, 1902: 43; CUNHA, 1961: 103; PETERS & DONOSO-BARROS, 1970: 271; HOOGMOED & LESCURE, 1975: 161; VANZOLINI, 1981a: XXI
Ameiva nigropunctatus – FITZINGER, 1827: 746 (by inference)
Ctenodon nigropunctatus – WAGLER, 1830b: 153
Teius Monitor – GRAY, 1831: 29 (partly)
Salvator nigropunctatus – DUMÉRIL & BIBRON, 1839: 90
Teius nigropunctatus – GRAY, 1845: 16
Podinema nigropunctatum – PETERS, 1877: 414
Tupinambis teguixin – PRESCH, 1973: 741 (partly)

At present four specimens, which formed part of the syntypes, are still extant in the Munich collection (ZSMH 627/0, 628/0; 629/0, 3208/0; juv., ♂, ♂, ♂, s-v length ± 65 mm, 264 mm, 340 mm, 319 mm, tail length. The tips of the tails of 627/0, 628/0 and 3208/0 have been broken off and lost. 84 + . . . mm, 420 + . . . mm, 512 mm (regenerated from 252 mm), 273 + . . . mm). ZSMH 627/0 is an embryo in very bad condition, extremely hard, wrinkled and completely bleached; ZSMH 628/0 is in good condition, the left eye has been removed; ZSMH 629/0 is in good condition, although patches of skin are loosely attached, due to the fact that the animal was shedding its skin when preserved; ZSMH 3208/0 is in good condition. The three males all agree fairly well with the description, but only ZSMH 629/0 shows close resemblance to the illustration, viz., the configuration of black patches on frontal, internasal, supraoculars, right temporal area and neck, is nearly identical. However, the pattern on prefrontals, postfrontals and on the back is different, e. g., on the back no distinct light bands are present. On the regenerated part of the tail of ZSMH 629/0 no pattern is visible, whereas the specimen in the illustration apparently has a complete tail, showing a banded pattern up to the tip. ZSMH 3208/0 has a very distinct dorsolateral series of white spots, a feature not visible in the depicted specimen. We suppose that the illustration is a composite of several specimens, although we cannot be certain, because ZSMH 630/0 (which is mentioned in the old catalogue of the Munich museum) apparently is lost and could not be compared with the illustration.

PRESCH (1973) united *nigropunctatus* with *teguixin* on the basis of the argument that there was overlap in all distinguishing characters. HOOGMOED & LESCURE (1975) denied this, provided new distribution areas for the two taxa involved and suggested that the allopatric distribution might mean that they were subspecies of one species, which then should be called *teguixin.* VANZOLINI et al. (1980), essentially agreed with HOOGMOED & LESCURE (1975) by stating that PRESCH's definition of *teguixin* was wrong and that the situation as described by BOULENGER (1885b) was the correct one. VANZOLINI (1981a: XXI) in a footnote repeats his 1980 opinion, but adds that PRESCH (1973) is right in that the

Amazonian *Tupinambis* should be called *teguixin* instead of *nigropunctatus*. ANDERSSON (1900) pointed out that the four remaining syntypes of *Lacerta teguixin* L., 1758 all were *T. nigropunctatus* Spix. He cites LÖNNBERG (1896) for reasons why he did not synonymise *nigropunctatus* with *teguixin*. PRESCH (1973) selected "UUZM, Linnaeus Coll. no. 14" as lectotype of *Lacerta teguixin* L. and restricted its type locality to the vicinity of Paramaribo, Surinam. As VANZOLINI (1981a) quite correctly points out, some nomenclatorial problems are involved, and as at the time being we do not have the opportunity to pursue this matter further, we adhere to the generally accepted usage of the names involved, as published by PETERS & DONOSO-BARROS (1970), and gladly leave this problem to the next revisor of the group.

However this may be, we here select as lectotype of *Tupinambis nigropunctatus* Spix, 1825 ZSMH 629/0 from Brazil, collected by SPIX. ZSMH 627/0, 628/0 and 3208/0 automatically become paralectotypes. SPIX (1825: 19) mentioned Pará as type locality for this species and this was interpreted as Belém by VANZOLINI (1981a).

Tupinambis teguixin (L.)

Tupinambis monitor s. *nigropunctatus* Spix, 1825: 19
Tupinambis Monitor – SPIX, 1825: pl. XIX
Tejus monitor – BOIE, 1826: 119
Tejus Monitor – FITZINGER, 1827: 746
Podinema Teguixin – WAGLER, 1830b: 153
Teius Monitor – GRAY, 1831a: 29 (partly)
Salvator Merianae Duméril & Bibron, 1839: 85 (partly)
Teius Teguexin – GRAY, 1845: 16 (partly)
Podinema teguixin – PETERS, 1877: 411, 414
Tupinambis teguixin – BOULENGER, 1885b: 335; GOELDI, 1902: 537; HELLMICH, 1960: 61; PRESCH, 1973: 741 (partly); VANZOLINI et al., 1980: 119; VANZOLINI, 1981a: XXI
Tupinambis t. teguixin – PETERS & DONOSO-BARROS, 1970: 272

When describing this taxon, SPIX (1825) apparently was not very confident about his own classification. He considered this species as being either a species different from the preceding one (= *T. nigropunctatus*) or just the female of it. The specimen on which the illustration was based is still extant (ZSMH 626/0, juv., s-v length 157 mm, tail length 325 mm, preanal/femoral pores 5/14–5/13, transverse ventrals 35), the pattern on head and limbs agrees completely with the illustration. It is difficult to decide about the pattern on the body, because the skin is partly damaged in that area. The condition of the specimen is rather poor, it is flaccid and the lower jaw is damaged.

As SPIX (1825: 19) refers to DAUDIN, the original describer of *monitor*, there is no proposition of a new name involved and consequently ZSMH 626/0 is not a type, but only a figured specimen, a conclusion also reached by HELLMICH (1960).

Crocodilurus lacertinus (Daudin)

Crocodilurus amazonicus Spix, 1825: 19, pl. XXI; SPIX, 1826: 603; FITZINGER, 1827: 746
Crocodilurus ocellatus Spix, 1825: 20, pl. XXII fig. 1; SPIX, 1826: 603; FITZINGER, 1827: 746
Tejus crocodilinus? – BOIE, 1826: 119
Crocodilurus lacertinus – WAGLER, 1830b: 153; PETERS, 1877: 411, 414; BOULENGER, 1885b: 380; GOELDI, 1902: 546; HELLMICH, 1960: 81; CUNHA, 1961: 116; PETERS & DONOSO-BARROS, 1970: 102; VANZOLINI, 1981a: XXI
Teius Bicarinata – GRAY, 1831a: 29
Crocodilurus Lacertinus – DUMÉRIL & BIBRON, 1839: 46; GRAY, 1845: 25

BOIE (1826) already suggested that *ocellatus* might be the juvenile of *amazonicus*, a supposition vehemently, but not very convincingly, denied by SPIX (1826): "Beyde unterscheiden sich wie der Luchs und Löwe . . . H. BOIE, scheint es, ist gewohnt, was kleiner in dem Werke abgebildet ist, auch sogleich ohne Rücksicht auf die Beschreibung zu nehmen, als eine Jugendvarietät zu erklären." However, he

forgot that Boie had before him one of Spix's own syntypes of *ocellatus,* which indeed clearly is a juvenile *C. lacertinus* (RMNH 3394). Fitzinger (1827) still doubted Boie's suggestion, but apparently thought it quite possible. All other authors followed Boie. Duméril & Bibron (1839) received RMNH 3394 on loan and reported extensively on it. Goeldi (1902) stated that this species was rare in museums, being only known from five specimens: two each in London and Paris and one in Leiden. No mention was made of the Munich specimens.

At present three specimens of this species from the Spix collection are extant: two syntypes of *C. ocellatus* Spix, 1825 and one type of *C. amazonicus* Spix, 1825. ZSMH 638/0 is indicated as being the type of *C. amazonicus* (Hellmich, 1960: 82), it is provided with an old label (presumably in Wagler's handwriting), a. o. stating that it comes from Brazil and hailed from Spix's journey. It is an adult male (s-v length 236 mm, tail length 357 mm (regenerated from 224 mm), head length 52.7 mm, supralabials 9, infralabials 11 (of which 7 large), preanal/femoral pores 4/8 – 4/9, ventrals in 34 transverse rows) in good condition, with only part of the belly soft but with the epidermis still present, and with a transverse cut in the posterior part of the back. This specimen agrees well with both the description and the illustration, which is slightly smaller than natural size. There are no indications that more specimens were used for the description of *C. amazonicus,* and because of its nearly perfect match of description and illsutration, we assume ZSMH 638/0 to be the holotype of *Crocodilurus amazonicus* Spix, 1825.

It is not clear from the description of *C. ocellatus* on how many specimens it was based, but as there exist at least two presently, we have to accept these as syntypes. One of these syntypes is RMNH 3394, which has been reported upon by several authors (Boie, 1826; Duméril & Bibron, 1839; Goeldi, 1902), the other is ZSMH 639/0. Both are juveniles with, respectively, the following meristic data: s-v length 92 mm, 77 mm; tail length 99 mm (regenerated from 52 mm), 146 mm; head length 23.4 mm; supralabials 10–11, 9, infralabials (large ones only) 7–8, 7; preanal/femoral pores 3/7–3/7, 4/6–4/8; ventrals in 36, 35 transverse rows. Both specimens are in fair condition, though rather soft; RMNH 3394 has a large, gaping wound (arrow shot?) in the throat. They both agree rather well with the description and illustration, though there is a rather marked difference regarding the pattern of the back, which according to the description and illustration would be immaculate, but in both available specimens the back shows an irregular pattern of dark and light spots. In the description Spix (1825) stated that there were three rows of white spots on the flanks, but in the illustration only two are shown, which agrees with the situation in both syntypes. Hellmich (1960: 82) stated that the white spots on the flanks of ZSMH 639/0 were arranged in 2–3 rows. Neither of the two syntypes agrees closely with the illustration or the description, though ZSMH 639/0 agrees in size. RMNH 3394 certainly is not the specimen figured, because it has a short, regenerated tail. It seems possible that the original type-series was larger and that one or more specimens have been lost. We here select ZSMH 639/0 as lectotype of *Crocodilurus ocellatus* Spix, 1825, RMNH 3394 automatically becomes a paralectotype.

Kentropyx calcaratus Spix

Kentropyx calcaratus Spix, 1825: 21, pl. XXII fig. 2; Cunha, 1961: 107; Peters & Donoso-Barros, 1970: 151; Hoogmoed, 1973: 293; Vanzolini, 1981a: XXI
Lacerta striata – Boie, 1826: 119
Pseudoameiva calcarata – Fitzinger, 1827: 747 (by inference)
Trachygaster calcaratus – Wagler, 1830b: 154
Teius Calearatus – Gray, 1831a: 31
Centropyx calcaratus – Duméril & Bibron, 1839: 149; Gray, 1845: 24; Peters, 1877: 412, 414; Boulenger, 1885b: 341; Goeldi, 1902: 543

Once again Spix (1825) did not state how many specimens he had at hand. At present no material of this species could be located in Munich or Leiden. According to the old catalogue of the Munich museum a specimen of this species, which probably was the type, was registered under ZSMH 109/0, but

now apparently it is lost. The illustration of this species by Spix (1825: pl. XXII fig. 2) is not very well executed as regards the pattern. It is clear that an adult male, with large preanal spurs, was depicted.

Hoogmoed (1973) pointed out that *Lacerta vittata* Schinz, 1822 has priority over *Kentropyx calcaratus* Spix, 1825 and that a proposal to suppress *L. vittata* would be made to the International Commission on Zoological Nomenclature. So far, no such action has been taken.

Ameiva ameiva (L.)

Tejus Ameiva – Spix, 1825: 21, pl. XXIII; Boie, 1826: 120; Spix, 1826: 603
Tejus lateristriga – Spix, 1825: 22; Spix, 1826: 603
Tejus Lateristriga – Spix, 1825: pl. XXIV fig. 1
Tejus tritaeniatus Spix, 1825: 22, pl. XXIV fig. 2; Spix, 1826: 603
Ameiva lateristriga – Fitzinger, 1827: 747
Cnemidophorus ameiva – Wagler, 1830b: 154
Teius Ameiva Vulgaris – Gray, 1831a: 29
Teius Lateristriga – Gray, 1831a: 30
Teius Tritaeniatus – Gray, 1831a: 30
Ameiva vulgaris – Duméril & Bibron, 1839: 100
Ameiva Surinamensis – Gray, 1845: 18
Ameiva surinamensis – Boulenger, 1885b: 352; Goeldi, 1902: 544
Ameiva a. ameiva – Hellmich, 1960: 64; Cunha, 1961: 113; Peters & Donoso-Barros, 1970: 19
Ameiva ameiva – Vanzolini et al., 1980: 106; Vanzolini, 1981a: XXI

Spix (1825) described this species under three different names, each indicating a certain category, viz., the adult male *(Ameiva)*, the semiadult to juvenile male *(lateristriga)* and the juvenile or female *(tritaeniatus)*. Two of these names already had been coined by earlier authors: *Ameiva* by Linnaeus (1758) and *lateristriga* by Cuvier (1817). The first of these two names had been widely used until 1823, when Lichtenstein proposed a new name *(A. vulgaris)* for it. The second name was coined by Cuvier (1817: 28) in his widely used handbook, and based on a Seba plate. Although Spix (1825) purportedly only described new species, it has been shown before that he also included some species, (well) known by the time of publication of his book, using their currently valid name. In some cases he refers to older descriptions, in others, including the present case, he does not, thus suggesting a new description. In the case of *Tejus Ameiva* it would seem very unlikely that Spix intended to propose such a widely known name as new. In the case of *Tejus lateristriga,* Spix has been accepted as the original author (Peters & Donoso-Barros, 1970), but as pointed out above, this name was validly proposed earlier by Cuvier (1817) in the combination *Am*[*eiva*] *lateristriga.* As Cuvier's handbook was widely used, we assume Spix had access to it and knew the name *lateristriga,* and consequently we interpret his use of *T. lateristriga* as a subsequent use of *A. lateristriga* Cuvier, 1817. Only the name *tritaeniatus* remains as a newly proposed name.

Spix (1826) stated that he had four specimens of *T. Ameiva,* three of *T. lateristriga* and two of *T. tritaeniata,* a total of nine specimens. Hellmich (1960: 65) reported that the "Typus" of "*Tejus Ameiva* Spix" had survived the war and was stored in one bottle with a smaller specimen (ZSMH 2703/0). These specimens still exist and are in fair condition, meristic data, respectively for A and B: s-v length 173 mm, 146 mm; tail length 336 mm (regenerated from 258 mm), 332 mm; ventrals 30, 30; femoral pores 17–18, 21–20. The illustration (Spix, 1825: pl. XXIII) is of about the same size as ZSMH 2703/0 A, the general impression of the illustration agrees with A, but in details there are differences. Therefore we are not completely certain that ZSMH 2703/0 A served as example for pl. XXIII.

In the same paper, Hellmich (1960: 65) reported the existence of several other "types" of Spix: three specimens in ZSMH 3205/0 and two more specimens of which no registration number was mentioned. Thus, according to Hellmich (1960) seven specimens of *A. ameiva* collected by Spix survived the war in Munich. At present in the Munich collection the following Spix material of *A. ameiva* is present: 2 juv. ♂, ZSMH 3205/0, supposedly "cotypen v. *Tejus tritaeniatus* Spix", 1 juv. ♂, ZSMH 705/0, sup-

posedly "Typus (?) v. *Tejus tritaeniatus* Spix" and 2 juv. ♂, ZSMH 2700/0, "?Cotypen v. *Tejus lateristriga* Spix". Moreover, there is one specimen in Leiden (RMNH 3382), which was received from the Munich museum under the name *Tejus tritaeniatus* Spix. Comparison of these specimens with the descriptions and illustrations shows that there has been a mix-up of labels and/or specimens. The two male specimens ZSMH 3205/0 do not at all agree with the description and/or illustration of *T. tritaeniatus*-Spix, but they do with those of *T. lateristriga* Spix, and ZSMH 3205/0 B probably served as model for the illustration (Spix, 1825: pl. XXIV fig. 1). The two juvenile males in ZSMH 2700/0 do agree fairly well with the description of *T. lateristriga* Spix, but instead of vertical rows of white spots on the flanks they have vertical white bars. Consequently we regard them all four as part of the series Spix had before him when describing *T. lateristriga,* though this total of four does not tally with his own statement (Spix, 1826) that he had three *lateristriga.* Moreover, according to the old catalogue of the Munich museum, ZSMH 633/0 (1 ex.) and 650/0 (3 ex.) were entered as *A. surinamensis (T. lateristriga)* and apparently were lost during the war, thus making the known total of specimens of *T. lateristriga* collected by Spix (according to the old catalogue) eight, even more different from Spix's own account of three. It is possible that Spix did not use all material he collected for his descriptions, which might account for the widely differing numbers. It is also possible that the original material has been mixed to a certain degree, and we even cannot exclude the possibility that some alien material slipped in.

The juvenile male ZSMH 705/0 and the juvenile RMNH 3382 (s-v length 92 mm, 79 mm, tail length 213 mm, 176 mm, femoral pores 17–18, 21–22) agree well with the description of *T. tritaeniatus* Spix; ZSMH 705/0 very nicely fits the illustration (Spix, 1825: pl. XXIV fig. 2) in size, shape (curve in tail) and pattern, although the pattern, because of darkening, has become less distinct than in the illustration. In ZSMH 705/0 the uppermost white line (= dorsolateral stripe) has nearly disappeared, the back has become darker, thus obscuring the black spots, the black lateral band does not contain a single white spot, as shown in the illustration. We nevertheless assume this specimen to be the one depicted. RMNH 3382 does show some white spots in the black lateral band near the insertion of the forelimbs, near the hindlimbs it is rather discoloured. Spix (1825: 22) in the description states that there are "rarely white spots in the lateral band towards the hindlimb" and from this it is clear that he had at least two specimens before him, which agrees with his 1826 statement. Of these two specimens apparently the one with the white spots in the black lateral band was sent to Leiden. Thus, these two specimens are considered syntypes of *Tejus tritaeniatus* Spix, 1825, and we here select ZSMH 705/0 as lectotype, RMNH 3382 automatically becoming a paralectotype.

The question how many specimens of *A. ameiva* Spix had before him remains unclear; in 1826 he stated that the Munich museum had a total of nine specimens. At that time the Leiden museum already had received one specimen (in 1824) from the Munich museum and it is not clear whether this was still included in Spix's count or not. But, considering what has been said above about the subject of the original number of specimens, this question cannot be answered in a reliable way. However, the illustrated specimens could be located without too much trouble.

Vanzolini et al. (1980) quite correctly observe that several races of this species have been described without the "slightest scientific base". We agree with them that this widely distributed species is badly in need of a revision and until that study has been completed, we prefer to use the binominal.

Cnemidophorus ocellifer (Spix)

Tejus ocellifer Spix, 1825: 23, pl. XXV
Tej[us] murinus – Boie, 1826: 120; Fitzinger, 1827: 747
Seps murinus – Wagler, 1830b: 154 (partly)
Teius Ameiva Vulgaris – Gray, 1831a: 29 (partly)
Cnemidophorus murinus – Duméril & Bibron, 1839: 107
Cnemidophorus ocellifer – Peters, 1877: 414; Boulenger, 1885b: 372; Goeldi, 1902: 546; Burt, 1931: 43; Hellmich, 1960: 72; Cunha, 1961: 128; Peters & Donoso-Barros, 1970: 95; Vanzolini et al., 1980: 111; Vanzolini, 1981a: XXI

Spix (1826) did not react to Boie's suggestion that *Tejus ocellifer* Spix was a juvenile of *Tejus murinus,* quite contrary to his usual vehement reaction, and we assume he agreed with Boie's opinion (incorrect this time). Peters (1877) reported that there were two specimens in the Munich collection indicated as being *T. ocellifer,* the largest of which apparently served as model for the illustration (Spix, 1825: pl. XXV). One of these two apparently was lost during the last quarter of the nineteenth century, because in the old catalogue of the Munich museum only a single specimen of this species (ZSMH 111/0), stated to be the "Typus von *Teyus occellifer*", figures and this specimen was reported to be lost during the war by Hellmich (1960: 72). As we could neither locate it, we have to accept that it was indeed destroyed.

Mabuya bistriata (Spix)

Scincus bistriatus Spix, 1825: 23, pl. XXVI fig. 1
Mabuya aurata – Boie, 1826: 120
Mabuya agilis – Fitzinger, 1827: 747
Euprepis agilis – Wagler, 1830b: 162 (partly)
Tiliqua bistriatus – Gray, 1831a: 69
Eumeces Spixii Duméril & Bibron, 1839: 642 (partly)
Mabouya agilis – Gray, 1845: 94 (partly)
Euprepes (Mabuia) auratus – Peters, 1877: 412, 414
Mabuia aurata – Boulenger, 1887: 189 (partly); Goeldi, 1902: 37 (partly)
Mabuya m. mabouya – Dunn, 1935: 544 (partly); Cunha, 1961: 96 (partly); Peters & Donoso-Barros, 1970: 199 (partly)
Mabuya bistriata – Williams & Vanzolini, 1980: 99; Rebouças-Spieker, 1981a: 122; Rebouças-Spieker, 1981b: 162; Vanzolini, 1981a: XXI; Vanzolini, 1981b: 196; Vanzolini & Williams, 1981: 253; ?Hardy, 1982: 76

Peters (1877: 412) reported that there were two specimens of this species in the Spix collection, which both had 32 longitudinal scalerows and four supraorbitals, whereas one had the eye over the seventh, the other one over the sixth supralabial. In the old catalogue of the Munich museum only one specimen (supposedly the type) is mentioned under ZSMH 112/0 from Pará, Brazil. Apparently one specimen was lost during the latter part of the last century. The remaining specimen at present cannot be found and we must assume it was destroyed during World War II.

Fortunately, the Leiden museum received a specimen under the name *Scincus bistriatus* from Munich in 1824. This specimen (RMNH 2512) was commented upon by Boie (1826: 120), although he did not mark it as one of the species received. From the text, however, it is clear that he did, because he wrote: ,,Dieselbe Art erhielten wir auch von Wien unter dem Namen *Mabuya aurata* Fitz." The use of the word ,,auch" implies that Leiden also received material of this species from sources other than Vienna, and placed in the context of the article we may assume Munich was meant. The specimen is still in good condition, though rather hard (semiadult, s-v length 54 mm, tail length 29 mm (regenerated from 23 mm), ventrals 39 (smooth), longitudinal scalerows 32, supraciliaries 4 (2nd largest), transverse dorsals 57 (tricarinate), scales on neck hexagonal, eye over 5th supralabial, subdigital lamellae 4th finger 14–14, ditto 4th toe 18–18, internasal and frontal in contact, parietals in contact behind interparietal, one pair of enlarged nuchals). It agrees well with the description and the illustration, though it is distinctly smaller than the sizes mentioned by Spix (1825). Thus, RMNH 2512 definitely is not the specimen described, nor the one depicted, but as it undoubtedly belonged to Spix's original type-series, we here designate it the lectotype of *Scincus bistriatus* Spix, 1825.

Duméril & Bibron (1839) proposed *Eumeces Spixii* as a replacement name for the taxon formerly described under the names *Scincus agilis* Raddi, *S. bistriatus* Spix and *S. nigropunctatus* Spix. They based this description on a list of synonymies and on material from Cayenne and Brazil in the Paris museum. Consequently, all Spix's syntypes of *S. bistriatus* (included in the list of synonyms of *E. Spixii)* formed part of Duméril & Bibron's type-series of *E. Spixii* (art. 73c (1) of the International Code for

Zoological Nomenclature); to stabilize nomenclature we here designate RMNH 2512 also the lectotype of *Eumeces Spixii* Duméril & Bibron, 1839.

Until quite recently *S. bistriatus* was considered a synonym of the widespread lizard *Mabuya m. mabouya*. WILLIAMS & VANZOLINI (1980: 99, 100) all of a sudden used the name *Mabuya bistriata* for part of the Amazonian skinks without any comment, apart from the statement that REGINA REBOUÇAS-SPIEKER was reviewing the "*Mabuya mabouya*" complex. REBOUÇAS-SPIEKER (1981a, b), VANZOLINI (1981a, b) and VANZOLINI & WILLIAMS (1981) followed the same procedure. HARDY (1982) cites REBOUÇAS-SPIEKER (1981a) and without further justification states that the skinks of Tobago belong to *M. bistriata,* a statement which strikes us as rather loose, the more so because the specimen HARDY figures does not look very much like the specimens of *M. bistriata* we examined. From correspondence with VANZOLINI it has become clear that the paper on the "*Mabuya mabouya*" complex is nearly finished. We agree with REBOUÇAS-SPIEKER (1974) that the occurrence of a single subspecies *(Mabuya m. mabouya)* over an area reaching from the Lesser Antilles to approximately 24° S in mainland South America is highly unlikely and that the situation merits more detailed study. We adopt the views of the Brazilian authors until a more complete study of the group is available.

Mabuya spec.

Scincus nigropunctatus Spix, 1825: 24, pl. XXVI fig. 2; BOIE, 1826: 120
Mabuya nigropunctata – FITZINGER, 1827: 747 (by inference)
Euprepis agilis – WAGLER, 1830b: 162 (partly)
Tiliqua nigro-punctatus – GRAY, 1831a: 69
Eumeces Spixii Duméril & Bibron, 1839: 642 (partly)
Mabouya agilis – GRAY, 1845: 94 (partly)
Eupr[epes[(Mabuia) Cepedii – PETERS, 1877: 413
Euprepes (Mabuia) auratus var. *Cepedii* – PETERS, 1877: 414
Mabuya agilis – BOCOURT, 1879: 395 (partly)
Mabuia agilis var. *nigropunctata* – BOULENGER, 1887: 192 (partly); GOELDI, 1902: 37
Mabuya m. mabouya – DUNN, 1935: 544 (partly); CUNHA, 1961: 96 (partly); PETERS & DONOSO-BARROS, 1970: 199 (partly)
Species inquirenda – VANZOLINI, 1981a: XXI

Although SPIX (1825) in his description did not state the number of specimens on which this species was based, in our opinion it is clear that he only had one specimen before him which was illustrated on pl. XXVI fig. 2. Both from the illustration and from the description it is clear that this is just a specimen of a species of *Mabuya* with regenerated tail. PETERS (1877) examined this specimen and stated that it agreed with the illustration, that it had 30 longitudinal scalerows, three supraoculars and that the eye was situated over the 5th supralabial. He regarded it as belonging to the variety *Cepedii* (cf. BOCOURT, 1879: pl. XXII B figs. 5, 5a, 5b) of the species *Euprepes auratus*. VANZOLINI (1981a: XXI) in a footnote stated: "*Scincus nigropunctatus* cannot be identified with any lizard collected in Brazil so far", and consequently considered it a species inquirenda.

VANZOLINI (1981a), in his footnote, implicitly doubts the locality data (Ecgá, Amazonas, Brazil) for this taxon. In analogy with what happened in some snakes, an amphisbaenian and a turtle, we might expect that when the locality is wrong, the specimen could have come from Spain. However, the only species that might qualify in that case would be *Chalcides bedriagai* (Boscá), but that species does not resemble SPIX's pl. XXVI fig. 2: it has much shorter legs and neither does it have 30 scales around the midbody. We therefore reject the suggestion that *S. nigropunctatus* might be based on a non-Brazilian lizard. Provisionally we identified it as a species of *Mabuya,* which until recently we would unhesitatingly have identified as *Mabuya mabouya.* Now that it turns out that several species seem to be involved under that name, we refrain from further identification until the group has been reviewed.

Unfortunately, the holotype of *Scincus nigropunctatus* Spix, 1825 was lost before the old catalogue of the Munich museum was prepared, because it is not mentioned in it. Nevertheless, we feel confident

that in due time it will be possible to correctly assign this name on the basis of the original description and illustration, and the additional data provided by PETERS (1877).

Leposoma scincoides Spix

Leposoma scincoides Spix, 1825: 24, pl. XXVII fig. 2; BOULENGER, 1885b: 386; GOELDI, 1902: 548; RUIBAL, 1952: 485; CUNHA, 1961: 136; PETERS & DONOSO-BARROS, 1970: 165; VANZOLINI, 1981a: XXI
Lepidosoma scincoides – WAGLER, 1830b: 157; PETERS, 1862b: 190, pl. II figs. 1, 1a–f; PETERS, 1877: 414
Pantodactylus d'Orbignyi Duméril & Bibron, 1839: 431 (partly)
Lepisoma scincoides – GRAY, 1845: 60 (partly)

According to PETERS (1862b) only a single specimen (the holotype) was present in the Spix collection. PETERS (1862b) augmented SPIX's rather superficial description by providing a more detailed description, detailed measurements and very precise drawings of head, tongue and anal region of the type specimen, which was formerly registered under ZSMH 641/0 from Brazil. This specimen apparently is lost, but thanks to PETERS' (1862b) added data, its allocation never has been disputed.

Heterodactylus imbricatus Spix

Heterodactylus imbricatus Spix, 1825: 25, pl. XXVII fig. 1; SPIX, 1826: 604; FITZINGER, 1827: 747; GRAY, 1838: 392; DUMÉRIL & BIBRON, 1839: 447; GRAY, 1845: 59; REINHARDT & LÜTKEN, 1861: 214; PETERS, 1862b: 172; PETERS, 1877: 413, 414; BOULENGER, 1885b: 422; GOELDI, 1902: 550; PETERS & DONOSO-BARROS, 1970: 144; DIXON, 1973: 7; VANZOLINI & RAMOS, 1977: 35; VANZOLINI, 1981a: XXI
Tachydromus imbricatus – BOIE, 1826: 120 (by inference)
Chirocolus imbricatus – WAGLER, 1830b: 157
Het[*erodactylus*] *Imbricatus* – GRAY, 1831a: 66

According to PETERS (1862b) SPIX's description was based on a single specimen, and he provided some additional data on it. Unfortunately he did not provide the same details as for *L. scincoides*. This holotype of *Heterodactylus imbricatus* Spix, 1825 formerly was registered as ZSMH 108/0, from the interior of the province of Rio de Janeiro, Brazil. Apparently it was lost during the war. There has been no argument about the validity of this taxon.

Ophiodes striatus (Spix)

Pygopus striatus Spix, 1825: 25, pl. XXVIII fig. 1; SPIX, 1826: 604
Pygopus cariococca Spix, 1825: 26
Pygopus Caryococca Spix, 1825: pl. XXVIII fig. 2; SPIX, 1826: 604
Pygodactylus Gronovii – BOIE, 1826: 120; FITZINGER, 1827: 748
Ophiodes striatus – WAGLER, 1828a: 740; WAGLER, 1830b: 159; GRAY, 1839: 334; DUMÉRIL & BIBRON, 1839: 789; GRAY, 1845: 99; GRAVENHORST, 1851: 379; BOCOURT, 1881: 458; BOULENGER, 1885b: 296; GOELDI, 1902: 532; HELLMICH, 1960: 54; WERMUTH, 1969: 28; PETERS & DONOSO-BARROS, 1970: 209; VANZOLINI, 1981a: XXI
Ophiodes Striatus – GRAY, 1831a: 73
Ophiodes fragilis – PETERS, 1877: 413, 414
Ophiodes s. striatus – CUNHA, 1961: 177

From SPIX's (1825) text it is not clear on how many specimens he based his description of *P. striatus* or that of *P. cariococca*. However, as the Munich collection at present contains three specimens of this species collected by SPIX (ZSMH 590/0, 593/0, 166/47), it is clear that at least the description of *P. striatus* was based on several syntypes. ZSMH 593/0 (adult) apparently is the specimen on which the illustration of *P. striatus* was based: it agrees in size, pattern and even the coils of body and tail are faithfully reproduced. HELLMICH (1960: 54) reported this specimen as „der Typus" of *P. striatus*. Its condition is very poor, both head and body are damaged, the tail is broken but still attached, whereas its tip is dried out (s-v length 195 mm, tail length 299 mm, length of hindlimbs 4.9 mm). ZSMH 166/47 is another adult specimen (s-v length 105 mm, tail length 178 mm, length of hindlimbs 5.2 mm) from

Brazil, collected by Spix, which is in better condition than ZSMH 593/0. Both specimens lack old labels and ZSMH 166/47 apparently was only found and registered in 1947, after the war. We nevertheless regard them as syntypes of *Pygopus striatus* Spix, 1825, and despite its poor condition we prefer to select here as lectotype ZSMH 593/0, ZSMH 166/47 automatically becoming a paralectotype.

ZSMH 590/0, registered as "Typus" and collected by Spix in Brazil, has an old parchment label, written in the same hand (Wagler's) that wrote the snake labels. It reads: "*Seps fragilis* /Raddi Storia di/alc. Rett. nuov.-/*Pygopus Caryococca* /Spix. Lac. br. t. 28/fig. 2 Brasilia/Iter Spix/Pullus". From this label and from Peters' (1877) remark that this ,,ist nur das Junge", it becomes clear that this was the specimen on which the description of *P. cariococca* was based. Careful comparison of the specimen (juv., s-v length 78 mm, tail length 79 + . . . mm, length of hindlimbs 3.0–3.2 mm) with the illustration of *P. Caryococca* (Spix, 1825: pl. XXVIII fig. 2) shows that there is complete agreement in size and shape (except for the missing tail-tip, which apparently originally was present. Also the snout-vent length mentioned in the description ($6^1/_2' - 3^3/_4' = 2^3/_4' = 74.4$ mm) agrees closely with that of ZSMH 590/0, which confirms our conviction that no other specimens were used for the description of *P. cariococca* and that ZSMH 590/0 can be regarded as the holotype of *Pygopus cariococca* Spix, 1825. The trivial name *Caryococca* is regarded as a subsequent incorrect spelling, although Spix himself used it twice (Spix, 1825; Spix, 1826).

Boie (1826) already supposed that *P. cariococca* was the juvenile of *P. striatus* (or rather *P. Gronovii* as he called it), but this was vehemently denied by Spix (1826). All later authors followed Boie.

Raddi (1820: 341; 1827: 490) described *Seps fragilis* on the basis of material from the surroundings of Rio de Janeiro. Wagler (1828a: 741; 1830b: 159) observed that Spix's *P. striatus* and Raddi's *S. fragilis* probably were identical. Apparently only Peters (1877: 413) noted this remark and correctly repeated that the two were identical and that the valid name should be *Ophiodes fragilis* (Raddi). No other author picked up this lead, and neither Boulenger (1885b), Wermuth (1969) or Peters & Donoso-Barros (1970) listed *Seps fragilis* Raddi in any of their synonymies. This curious neglect of names proposed by Raddi also was reported by Vanzolini (1977: 25). After comparing Raddi's (1820, 1827) description of *S. fragilis* with that of *P. striatus* and *P. cariococca,* and with actual specimens, we come to the same conclusion as Wagler (1828a, 1830b) and Peters (1877); all these names refer to the same species, which should be called *Ophiodes fragilis* (Raddi, 1820), because *S. fragilis* Raddi, 1820 has priority over *Pygopus striatus* Spix, 1825. Applying the rule of priority in this case would seriously upset the nomenclature of this taxon, which virtually since 1828 has been referred to as *O. striatus* (Spix, 1825). We therefore think that the best solution in this case would be to ask the International Commission on Zoological Nomenclature to suppress *Seps fragilis* Raddi, 1820 and place *Pygopus striatus* Spix, 1825 on the Official List of accepted names.

Review

Spix (1824, 1825) and Wagler (1824) together described 39 snakes, 38 lizards, 3 amphisbaenians, 4 caiman, 18 turtles, 55 frogs and 1 caecilian as new for Brazil. After revision of part of the type material by Jan (1859) and Peters (1873a, 1877) these totals were drastically reduced (table 1), but still differed considerably from the present opinion about the status of the Spix/Wagler taxa. In recent years it became increasingly clear that several of these taxa had been incorrectly synonymised and part of them (especially frogs) should be recognised as valid taxa. This largely explains the differences between Vanzolini's (1981a) and our own views.

We hope that in the preceding pages we succeeded in giving a fair picture of what remains from the original Spix/Martius collection of reptiles and amphibians from Brazil. According to Tiefenbacher (1982) Spix/Martius returned with "130 Amphibien", but he did not mention the number of reptiles they brought back with them, unless of course, these were included in the "Amphibien", as was usual

Table 2

Wagler's name	Present name	Original number	Known material	Present status
Elaps Schrankii	Hydrodynastes b. bicinctus (Hermann)	?	ZSMH 1847/0	lost
Elaps Martii	Hydrops m. martii (Wagler)	1	ZSMH 1844/0	holotype
Elaps triangularis	Hydrops t. triangularis(Wagler)	1	ZSMH 1846/0	holotype
			ZSMH 1845/0	doubtful status
Elaps venustissimus Wied, 1821	Erythrolamprus aesculapii venustissimus (Wied)	1	----	lost, no type
Elaps melanocephalus	Tantilla m. melanocephala (L.)	3	ZSMH 2173/0	A: lectotype B: paralectotype
Elaps Langsdorffi	Micrurus l. langsdorffi (Wagler)	?	ZSMH 2250/0	lectotype
Dryinus aeneus	Oxybelis aeneus (Wagler)	?	ZSMH 2645/0	lectotype
Natrix Chiametla Shaw,1802	Liophis miliaris (L.)	several	ZSMH 1865/0	2 ex., no type-material A: illustrated specimen
Natrix G. Forsteri Natrix Forsteri	Leimadophis typhlus (L.)	1	ZSMH 1768/0	holotype
Natrix melanostigma	Leimadophis melanostigma(Wagler)	2?	ZSMH 199/0	lectotype
Natrix lacertina	Malpolon m. monspessulanus (Hermann)	?	----	lost
Natrix cinnamomea	Incertae sedis	1	----	lost
Natrix occipitalis	Oxyrhopus formosus (Wied)	2?	ZSMH 2053/0	lectotype
Natrix bicarinata(Wied, 1820)	Chironius bicarinatus (Wied)	3	ZSMH 1752/0	no type
Natrix Scurrula	Chironius scurrulus (Wagler)	several	ZSMH 2628/0	lectotype
Natrix sulphurea	Pseustes s. sulphureus(Wagler)	?	ZSMH 1681/0	lectotype
Natrix bahiensis	Incertae sedis or ?Leimadophis almadensis(Wagler)	1	-----	lost
Natrix cherseoides	Natrix maura (L.)	5	ZSMH 2692/0	A: lectotype B: paralectotype
			ZSMH 1467/0	2 ex., lost
Natrix almada Natrix almadensis	Leimadophis almadensis(Wagler)	2	ZSMH 2688/0	lectotype
			ZSMH 2747/0	paralectotype
Natrix ocellata	Natrix maura (L.)	1	----	lost
Natrix semilineata	Leimadophis reginae (L.)	2?	ZSMH 1832/0	A: lectotype B: paralectotype
Natrix sexcarinata	Pseustes sexcarinatus(Wagler)	1	ZSMH 1744/0	lost
Natrix aspera	Helicops angulatus (L.)	several	ZSMH 1528/0	lectotype
Natrix punctatissima	Thamnodynastes pallidus (L.)	3	ZSMH 2043/0	lectotype
Xiphosoma ornatum	Corallus e. enydris (L.)	1	ZSMH 2694/0	holotype
Xiphosoma dorsuale	Corallus e. enydris (L.)	1	ZSMH 1364/0	lectotype
Xiphosoma araramboya	Corallus caninus (L.)	7	ZSMH 1365/0	lectotype
			ZSMH 1366/0	6 ex. lost
Ophis Merremii	Waglerophis merremii (Wagler)	several	----	lost
Micrurus Spixii	Micrurus s. spixii Wagler	1	ZSMH 209/0	holotype
Bothrops Megaera (Shaw, 1802)	Bothrops leucurus Wagler	1	----	lost, no type
Bothrops Furia	Bothrops atrox (L.)	?	----	lost
Bothrops leucostigma	Bothrops spec.	1	----	lost
Bothrops tessellatus	Bothrops atrox (L.)	several	ZSMH 2699/0	lectotype
Bothrops taeniatus	Bothrops t. taeniatus Wagler	1	----	lost
Bothrops Neuwiedi	Bothrops n. neuwiedi Wagler	?	ZSMH 2348/0	lectotype
Bothrops leucurus	Bothrops leucurus Wagler	36	ZSMH 2698/0	A: paralectotype B: lectotype
Bothrops Surucucu	Lachesis m. muta (L.)	?	----	lost
Crotalus Cascavella	Crotalus durissus cascavella Wagler	?	----	lost
Stenostoma albifrons	Leptotyphlops albifrons(Wagler)	1	ZSMH 1348/0	lost
Leposternon Microcephalus	Leposternon microcephalum Wagler	1	ZSMH 3150/0	holotype
			ZSMH 666/0	doubtful, lost
Amphisbaena oxyura	Blanus cinereus (Vandelli)	3	----	lost
Amphisbaena vermicularis	Amphisbaena vermicularis Wagler	?	ZSMH 660/0	lectotype
Caecilia annulata	Siphonops annulatus (Mikan)	?	ZSMH 1323/0	lost
			RMNH 2419	lectotype

in Spix's days. In the old catalogue of the Munich museum 71 amphibians and 201 reptiles from the Spix collection are mentioned, and to this number should be added the nine amphibians and 14 reptiles present in the Leiden museum, which makes a grand total of at least 80 amphibians and 215 reptiles which were known to exist around the beginning of this century, after much material had been lost already in the nineteenth century. Of these known specimens at present 28 amphibians and 151 reptiles are still extant (tables 2–5 and listing on p. 400–403), 156 in the Munich collection and 23 in the Leiden museum. From these data it is clear that Tiefenbacher's (1982) information is at least incomplete.

Table 3

Spix's name	Present name	Original number	Known material	Present status
Emys Amazonica	Podocnemis expansa (Schweigger)	adults	ZSMH 3095/0	1 ad.,shell, paralectotype
		juvs.	ZSMH 7-14/0	8 ad.,skulls, paralectotypes
			ZSMH 2730/0	1 ad.,skull, paralectotype
			ZSMH 2446/0	1 juv.,A: lectotype
				6 juvs.,B-G:paralectotypes
			ZSMH 2447/0	4 juvs., paralectotypes
			RMNH 3294	1 juv., paralectotype
Emys viridis	Phrynops g. geoffroanus (Schweigger)	1	ZSMH 3008/0	1 ad., shell, holotype
Emys depressa	Platemys spixii Duméril & Bibron	2?	ZSMH 3003/0	1 ad., shell, lectotype
Emys macrocephala	Peltocephalus tracaxa (Spix)	3	ZSMH 15/0	1 ad., skull, paralectotype
			ZSMH 17/0	1 ad., skull, paralectotype
			RMNH 6164	1 ad., lectotype
Emys Tracaxa	Peltocephalus tracaxa (Spix)	?	ZSMH 16/0	1 ad., skull, lectotype
Emys rufipes	Phrynops rufipes (Spix)	1	ZSMH 3006/0	1 ad.,skeleton, holotype
Emys erythrocephala	Podocnemis erythrocephala (Spix)	1	ZSMH 2517/0	1 ad.,shell, holotype
Emys canaliculata	Platemys platycephala (Schneider)	4	ZSMH 3007/0	1 hgr., skeleton, lectotype
Emys dorsualis	Rhinoclemmys p. punctularia (Daudin)	2	ZSMH 2424/0	1 juv., lectotype
Emys stenops	Phrynops gibbus (Schweigger)	1	ZSMH 2454/0	1 juv., holotype
Emys marmorea	Mauremys leprosa (Schweigger)	?	----	lost
Chelys matamata (Bruguière,1792)	Chelus fimbriatus (Schneider)	6	ZSMH 3015/0	1 ad.,skeleton, no type
Chelys fimbriatus (Schneider, 1783)			ZSMH 3019/0	1 ad.,skull, no type
Kinosternon longicaudatum	Kinosternon s. scorpioides (L.)	2	ZSMH 2375/0	1 ad., lectotype
			ZSMH 3000/0	1 ad., paralectotype
Kinosternon brevicaudatum	Kinosternon s. scorpioides (L.)	?	----	lost
Testudo Hercules	Geochelone denticulata (L.)	?	----	lost
Testudo sculpta	Geochelone denticulata (L.)	5	ZSMH 2753/0	1 juv., A: lectotype
				2 juvs.,B-C:paralectotypes
			ZSMH 2738/0	1 shell, paralectotype
Testudo carbonaria	Geochelone carbonaria (Spix)	?	----	lost
Testudo Cagado	Geochelone denticulata (L.)	1	----	lost

Table 4

Spix's name	Present name	Original number	Known material	Present status
Rana gigas	Leptodactylus pentadactylus(Laur.)	?(1)	ZSMH 89/1921	lost
Rana pachypus	Leptodactylus ocellatus (L.)	10(several)	ZSMH 122/0	A: lectotype
Rana pagypus				B: paralectotype
			ZSMH 117/0	lost
			?RMNH 2041	no type
Rana pachypus Variet. 1	Leptodactylus ocellatus (L.)	1(1)	ZSMH 2503/0	lost
Rana pachypus Variet. 2	Leptodactylus fuscus (Schneider)	1(1)	----	lost
Rana mystacea	Leptodactylus mystaceus (Spix)	2(2)	ZSMH 2504/0	lost
	Leptodactylus spixi Heyer		ZSMH 2505/0	lost
Rana megastoma	Ceratophrys cornuta (L.)	?(2)	ZSMH 1056/0	1 ex., lectotype
Rana scutata	Hemiphractus scutatus (Spix)	1(1)	ZSMH 37/0	lost
Rana palmipes	Rana palmipes Spix	4(2)	ZSMH 963/0	2 ex., lost
Rana coriacea	Leptodactylus pentadactylus(Laur.)	?(1)	ZSMH 2502/0	lost
Rana miliaris	Thoropa miliaris (Spix)	?(1)	ZSMH 2493/0	lost
Rana pygmaea	Leptodactylus ocellatus (L.)	?(1)	----	lost
Rana labyrinthica	Leptodactylus labyrinthicus (Spix)	?(1)	ZSMH 2501/0	lost
Rana binotata	Eleutherodactylus binotatus (Spix)	?(1)	ZSMH 2695/0	holotype
Hyla ranoides	Hylodes nasus (Lichtenstein) + ?Thoropa miliaris (Spix) oe ?Eleutherodactylus spec.	3(3)	ZSMH 1043/0	2 ex., lost
Hyla lateristriga	Ololygon rubra (Laur.)	?(1)	----	lost
Hyla albopunctata	Hyla albopunctata Spix	?(1)	----	lost
Hyla affinis	Oloygon x. x-signata (Spix)	?(1)	ZSMH 2495/0	holotype
Hyla albomarginata	Hyla albomarginata (Spix)	?(1)	ZSMH 2370/0	lost
Hyla papillaris	Hyla punctata (Schneider)	?(1)	----	lost
Hyla pardalis	Hyla pardalis Spix	2(1)	ZSMH 2499/0	2 ex., lost
Hyla cinerascens	Hyla granosa Boulenger	?(1)	ZSMH 2498/0	2 ex., lost
Hyla trivittata	Dendrobates trivittatus (Spix)	6	ZSMH 42/0	lost
			ZSMH 43/0	lost
		(5)	RMNH 1836	lectotype
Hyla nigerrima	Dendrobates trivittatus (Spix)	5	ZSMH 44/0	lost
			RMNH 1799/0	lectotype
Hyla bipunctata	Hyla bipunctata Spix	2(2)	ZSMH 2497/0	2 ex., lost
Hyla variolosa	Hyla punctata Schneider	?(1)	ZSMH 2496/0	1 ex., lost
			RMNH 1879	lectotype
Hyla coerulea	Ololygon x. x-signata (Spix)	2(2)	ZSMH 2710/0	A: lectotype
				B: paralectotype
Hyla stercoracea	Incertae sedis	?(1)	ZSMH 1044/0	lost
Hyla strigilata	Hyla strigilata (Spix)	?(1)	ZSMH 2369/0	lost
Hyla nebulosa	Ololygon nebulosa (Spix)	?(2)	?ZSMH 2531/0	lost
Hyla geographica	Hyla geographica Spix	?(1)	ZSMH 35/0	lost
Hyla geographica var. sive semilineata	Hyla geographica Spix	?(1)	ZSMH 47/0	lost
Hyla x-signata	Ololygon x. x-signata (Spix)	?(1)	ZSMH 2494/0	lost
Hyla abbreviata	Eleutherodactylus binotatus (Spix)	?(1)	----	lost
Hyla zonata	Phrynohyas venulosa (Laur.)	?(1)	ZSMH 48/0	lost
Hyla zonalis				
Hyla bufonia	Phrynohyas venulosa (Laur)	?(1)	----	lost
Hyla bicolor(Boddaert,1772)	Phyllomedusa bicolor	?(?)	ZSMH 1190/0	lost
			ZSMH 1192/0	lost
			ZSMH 2514/0	lost
			ZSMH 2515/0	lost
Bufo maculiventris	Bufo marinus L.	4(?)	----	lost
Bufo Agua Daudin, 1802	Bufo marinus L.	2(?)	----	lost, no types
Bufo ictericus	Bufo ictericus Spix	2(?)	RMNH 2182	lectotype
Bufo ornatus	Bufo crucifer Wied	2(2)	ZSMH 2691/0	A: lectotype
				B: paralectotype
			RMNH 2157	paralectotype
Bufo Lazarus	Bufo marinus L.	2(2)	ZSMH 2513/0	2 ex., lost
Bufo dorsalis	Bufo crucifer Wied	5(3)	ZSMH 1141/0	A: lectotype
				B-C: paralectotypes
Bufo stellatus	Bufo crucifer Wied	?(1)	----	lost
Bufo albicans	Bufo marinus L.	2(2)	ZSMH 1140/0	lectotype
			RMNH 2191	paralectotype
Bufo scaber Daudin, 1802	Bufo crucifer Wied	2(2)	ZSMH 1343/0	no type
			RMNH 2190	no type
Bufo ephippium	Brachycephalus ephippium (Spix)	1(?)	ZSMH 1021/0	holotype
Bufo albifrons	Physalaemus albifrons (Spix)	2(2)	ZSMH 49/0	lost
			ZSMH 50/0	lost
Bufo globulosus	Bufo g. granulosus Spix	?(1)	ZSMH 41/0	lost
Bufo naricus	Bufo "group typhonius"	?(1)	----	lost
Bufo nasutus Schneider,1799	Bufo "group typhonius"	?(1)	ZSMH 1146/0	no type
Bufo semilineatus	Bufo crucifer	?(1)	ZSMH 1331/0	holotype
Bufo granulosus	Bufo g. granulosus Spix	?(1)	ZSMH 40/0	lost
Bufo acutirostris	Bufo "group typhonius"	?(1)	ZSMH 1147/0	holotype
Bufo proboscideus	Bufo "group typhonius"	?(1)	ZSMH 1145/0	holotype
Pipa cururu	Pipa pipa (L.)	3(?)	----	lost
Pipa Curucuru				

Table 5

Spix's name	Present name	Original number	Known material	Present status
Jacaretinga moschifer	Paleosuchus palpebrosus(Cuvier)	?	ZSMH 138/0	lost
Jacaretinga punctulatus	Caiman c. crocodilus (L.)	?	ZSMH 2481/0	lost
			ZSMH 2482/0	lost
Caiman niger	Melanosuchus niger (Spix)	?	ZSMH 3/0	lost
			ZSMH 2480/0	1 juv.,lectotype
			ZSMH 3039/0	skull, paralectotype
			?ZSMH 3045/0	lost
Caiman fissipes	Caiman l. latirostris (Daudin)	?	ZSMH 2515/0a	skull, lectotype
Iguana squamosa	Iguana i. iguana (L.)	?	ZSMH 537/0	lectotype
			ZSMH 542/0	lost
			ZSMH 2716/0	paralectotype
			ZSMH 3217/0	lost
Iguana viridis	Iguana i. iguana (L.)	?	ZSMH 540/0	lectotype
Iguana coerulea	Iguana i. iguana (L.)	?	ZSMH 71/0	2 ex., lost
Iguana emarginata	Iguana i. iguana (L.)	?	ZSMH 535/0	holotype
Iguana lophyroides	Iguana i. iguana (L.)	?	ZSMH 536/0	1 ex., lost
				1 ex., paralectotype
			ZSMH 546/0	A: lectotype
				B: paralectotype
			RMNH 2780	paralectotype
Lophyrus Xiphosurus	Uranoscodon superciliosa (L.)	?	ZSMH 3189/0	A: paralectotype
				B: lectotype
			RMNH 2915	paralectotype
Lophyrus rhombifer	Enyalius catenatus (Wied)	?	RMNH 2911	lectotype
Lophyrus margaritaceus	Enyalius catenatus (Wied)	?	ZSMH 2743/0	A: lectotype
				B: paralectotype
			RMNH 3061/0	paralectotype
Lophyrus ochrocollaris	Plica umbra ochrocollaris (Spix)	?	ZSMH 747/20	lost
			RMNH 2899	lectotype
Lophyrus Panthera	Plica plica (L.)	?(1)	ZSMH 746/20	lost
Lophyrus albomaxillaris	Enyalius catenatus (Wied)	?	RMNH 3058	lectotype
Lophyrus aureonitens	Uranoscodon superciliosa (L.)	?	ZSMH 113/0	lost
Agama hispida	Tropidurus torquatus hispidus (Spix)	?	ZSMH 524/0	paralectotype
			RMNH 2912	lectotype
Agama tuberculata	Tropidurus t. torquatus (Wied)	?(1)	ZSMH 523/0	paralectotype
			ZSMH 527/0	2 ex., lost
			ZSMH 531/0	lectotype
Agama semitaeniata	Platynotus semitaeniatus (Spix)	?(3)	ZSMH 116/0	A-C: paralectotypes
			RMNH 2907	lectotype
Agama nigrocollaris	Tropidurus torquatus hispidus (Spix)	?(2)	ZSMH 528/0	A: lectotype
				B: paralectotype
Agama cyclurus	Tropidurus torquatus hispidus (Spix)	?(1)	ZSMH 525/0	holotype
Polychrus marmoratus (L. 1758)	Polychrus marmoratus (L.)	?	ZSMH 488/0	no type
Polychrus acutirostris	Polychrus acutirostris Spix	?	----	lost
Anolis violaceus	?Anolis p. punctatus Daudin	1(1)	----	lost
Gecko aculeatus	Hemidactylus mabouia (Moreau (de Jonnès)	?	ZSMH 166/0	A: lectotype
				B: paralectotype
Gecko cruciger / Lophyrus cruciger	?Hemidactylus mabouia (Moreau (de Jonnès)	?	----	lost
Thecadactylus pollicaris	Phyllopezus p. pollicaris (Spix)	?	ZSMH 165/0	A: paralectotype
				B: paralectotype
			ZSMH 2510/0	lectotype, lost
			RMNH 2750	paralectotype
Gymnodactylus geckoides	Gymnodactylus g. geckoides (Spix)	?	----	lost
Tupinambis nigropunctatus	Tupinambis nigropunctatus Spix	?	ZSMH 627/0	paralectotype
			ZSMH 628/0	paralectotype
			ZSMH 629/0	lectotype
			ZSMH 630/0	lost
			ZSMH 3208/0	paralectotype
Tupinambis monitor s. nigropunctatus / Tupinambis Monitor Daudin, 1802	Tupinambis teguixin L.	?	ZSMH 626/0	no type
Crocodilurus amazonicus	Crocodilurus lacertinus (Daudin)	?	ZSMH 638/0	holotype
Crocodilurus ocellatus	Crocodilurus lacertinus (Daudin)	?	ZSMH 639/0	lectotype
			RMNH 3394	paralectotype
Kentropyx calcaratus	Kentropyx calcaratus Spix	?	ZSMH 190/0	lost
Tejus Ameiva (L., 1758)	Ameiva ameiva (L.)	4	ZSMH 2703/0	2 ex., no types
Tejus lateristriga (Cuvier, 1817)	Ameiva ameiva (L.)	3	ZSMH 633/0	1 ex., no type, lost
			ZSMH 650/0	3 ex., no types,lost
			ZSMH 2700/0	2 ex., no types,lost
			ZSMH 3205/0	2 ex., no types,lost
Tejus tritaeniatus	Ameiva ameiva (L.)	2	ZSMH 705/0	lectotype
			RMNH 3382	paralectotype
Tejus ocellifer	Cnemidophorus ocellifer (Spix)	?(2)	ZSMH 111/0	lost
Scincus bistriatus	Mabuya bistriata (Spix)	?(2)	ZSMH 112/0	lost
			RMNH 2512	lectotype
Scincus nigropunctatus	Mabuya spec.	?(1)	----	lost
Leposoma scincoides	Leposoma scincoides Spix	?(1)	ZSMH 641/0	lost
Heterodactylus imbricatus	Heterodactylus imbricatus Spix	?(1)	ZSMH 108/0	lost
Pygopus striatus	Ophiodes striatus (Spix)	?	ZSMH 593/0	lectotype
			?ZSMH 594/0	?lost
			ZSMH 166/47	paralectotype
Pygopus cariococca / Pygopus Caryococca	Ophiodes striatus (Spix)	?	ZSMH 590/0	holotype

Zusammenfassung

Das in den Museen München und Leiden noch vorhandene Typenmaterial von SPIX und WAGLER wird dargestellt und besprochen. Es stellte sich heraus, daß ein großer Teil des Typenmaterials, das im letzten Weltkrieg zerstört worden schien, noch vorhanden ist. Das Material wird kurz beschrieben, sein augenblicklicher, taxonomischer Status wird diskutiert und Lectotypen werden nach Möglichkeit bestimmt. Entsprechend dem gegenwärtigen Forschungsstand wird eine Anzahl von nomenklatorischen Änderungen notwendig. *Natrix cinnamomea* Wagler wird hier als *species incertae sedis* angesehen – vielleicht eine Spezies von *Pseustes* – was von der augenblicklichen Meinung, daß dies eine Spezies von *Chironius* sei, abweicht. *Bothrops Megaera* Wagler und *B. leucurus* Wagler werden für conspezifisch gehalten und sollten den Namen *B. leucurus* Wagler tragen. Sowohl *B. Furia* Wagler als auch *B. tessellatus* Wagler sind synonym mit *B. atrox* (L.). *B. taeniatus* Wagler ist identisch mit *B. castelnaudi* Duméril & Bibron und demnach muß man diese Art *B. taeniatus* Wagler nennen. *Leptotyphlops tenella* Klauber wird mit *L. albifrons* Wagler synonymisiert. *Emys cayennensis* Schweigger wird als Synonym von *Podocnemis expansa* (Schweigger) angesehen. *Emys Tracaxa* Spix und *E. macrocephala* Spix sind conspezifisch und müssen korrekterweise *Peltocephalus tracaxa* (Spix) heißen. *Podocnemis unifilis* Troschel und *Emys dumeriliana* Schweigger sind identisch; um Stabilität in der Namensgebung zu erhalten, wird vorgeschlagen, *E. dumeriliana* zu unterdrükken und *P. unifilis* als validen Namen für das Taxon beizubehalten. (Aufgrund telefonischer und brieflicher Auskunft von P.C.H. PRITCHARD nach Abschluß des vorliegenden Manuskripts muß die Meinung zum Komplex *Podocnemis/Peltocephalus* noch einmal revidiert werden; siehe Fußnote S. 342.) *Rana mystacea* Spix enthielt zwei Arten: *Leptodactylus mystaceus* (neuerdings unkorrekterweise als *L. amazonicus* Heyer bezeichnet) und den vor kurzem beschriebenen *L. spixi* Heyer. *Rana binotata* Spix und *Hyla abbreviata* Spix werden als conspezifisch angesehen. WAGLER (1830b) benutzte als erster Überarbeiter den Namen *Enydrobius abbreviatus* für dieses Taxon, das jetzt allerdings als *Eleutherodactylus binotatus* bekannt ist. Der Nomenklatur-Komission wird vorgeschlagen, *Rana binotata* den Vorzug vor *Hyla abbreviata* zu geben. *Hyla cinerascens* Spix stellte sich als identisch mit *H. granosa* Boulenger heraus und hat Priorität. Es wird vorgeschlagen, *H. cinerascens* zu unterdrücken. *Hyla nebulosa* Spix ist identisch mit *Ololygon egleri* Lutz und hat Priorität; wir schlagen vor, daß dieses Taxon *Ololygon nebulosa* (Spix) heißen soll. Die vier von Spix beschriebenen Formen der *Bufo typhonius*-Gruppe (*B. naricus* Spix, *B. nasutus* Schneider, *B. acutirostris* Spix, *B. proboscideus* Spix) werden hier als eigene Taxa behandelt; sie müssen zukünftig in einer Revision dieser Gruppe neu bearbeitet werden. MEDEM's Versuch, den Artnamen *sclerops* für die allgemein als *Caiman crocodilus* bekannte Art wiedereinzuführen, wird auf der Basis des Typenmaterials und wegen Fehlinterpretation der Nomenklaturregeln abgelehnt. Die Synonymisierung von *Anolis violaceus* Spix mit *A. punctatus* Daudin und die von *Gecko (Lophyrus) cruciger* Spix mit *Hemidactylus mabouia* (Moreau de Jonnès) wird bezweifelt; aber da kein Typenmaterial zur Verfügung steht, wird gegenwärtig keine Entscheidung getroffen. Bei der Verwendung des Namens *Mabuya bistriata* (Spix) für amazonische Skinke wird der Gewohnheit brasilianischer Autoren gefolgt, wogegen *Scincus nigropunctatus* Spix als *Mabuya* spec. angesehen wird. *Seps fragilis* Raddi hat Priorität über *Pygopus striatus* Spix, da jedoch die Namensänderung einen lang eingeführten Namen außer Kraft setzen würde, wird vorgeschlagen, *Seps fragilis* zu unterdrücken und *Pygopus striatus* Spix beizubehalten.

Acknowledgements

We would like to extend our thanks to those colleagues who, by their encouragement and/or their active contribution of data, substantially helped to get this paper started and completed. We would especially wish to thank Dr. K. ADLER (Ithaca, New York) for his initial encouragement to start this paper and for his assistance in bibliographic matters. Dr. W. R. HEYER (Washington, D. C.) provided copies of the corresponcence between STEJNEGER and MÜLLER, Dr. P. E. VANZOLINI (São Paulo) provided information on work in progress on brazilian skinks, Dr. J. LESCURE (Paris) provided the registrationnumber of the type of *Bothrops castelnaudi*, Dr. L. B. HOLTHUIS (Leiden) gave advice in nomenclatural matters and Dr. L. TIEFENBACHER (Munich) provided biographic information on SPIX.

Literatur

AMARAL, A. DE 1930: Estudos sobre ophidios neotropicos. – XX. Revisão do genero *Phrynonax* Cope, 1862. – Mem. Inst. Butantan **4:** 301–320, figs. 1–6

— — 1932: Estudos sobre lacertilios neotropicos. I. Novos generos e especies de lagartos do Brasil. – Mem. Inst. Butantan **7:** 51–74, figs. 1–55

— — 1977: Serpentes do Brasil. – Iconografia Colorida (Brasilian Snakes: a Color Iconography): 1–247, 582 figs. (São Paulo).

ANDERSSON, L. G. 1900: Catalogue of Linnean type-specimens of Linnaeus' Reptilia in the Royal Museum in Stockholm. – Bih. K. svensk. vet. Akad. Handl. **26** (IV, 1): 1–29

ARNOLD, E. N., J. A. BURTON & D. W. OVENDEN 1978: A Field Guide to the Reptiles and Amphibians of Britain and Europe. – Collins, London: 1–272

BARBOUR, T. 1923: A new *Pipa*. – Proc. New. Engl. Zool. Club **9:** 3–5, pls. 1–2

BAUMANN, F. 1912: Brasilianische Batrachier des Berner Naturhistorischen Museums. – Zool. Jb., Abt. Syst. Geogr. Biol. Tiere, **33:** 87–172

BAUR, G. 1893: Notes on the classification and taxonomy of the Testudinata. II. Notes on some types of the Testudinata collected by Spix and preserved in the Zoological Museum at Munich. – Proc. Amer. Phil. Soc. **31:** 213

BOCOURT, M. F. 1879: In: DUMÉRIL, A.; M. F. BOCOURT & M. MOCQUARD, 1870–1909: Mission Scientifique au Mexique et dans l'Amérique Centrale. – Recherches Zoologiques. Troisième Partie, Ire Section. Études sur les Reptiles: 361–440, pls. XXI–XXII, Paris.

— — 1881: In: DUMÉRIL, A.; M. F. BOCOURT & M. MOCQUARD, 1870–1909: Mission Scientifique au Mexique et dans l'Amérique Centrale. – Recherches Zoologiques. Troisiéme Partie, Ire Section. Études sur les Reptiles: 441–488, pls. XXII, Paris.

BOIE, H. 1826: Bemerkungen über die von Herrn VON SPIX abgebildeten brasilianischen Saurier. – Isis (Oken) **18** (1): 117–120

— — 1827: Bemerkungen über Merrem's Versuch eines Systems der Amphibien. Erste Lieferung: Ophidier. – Isis (Oken) **20** (6): 508–566

BOKERMANN, W. C. A. 1965: Notas sôbre as Espécies de *Thoropa* Fitzinger (Amphibia, Leptodactylidae). – An. Acad. Brasil. Ci. **37:** 525–537, figs. 1–21

— — 1966: Lista anotada das localidades tipo de anfibios brasileiros: 1–183 (São Paulo)

BOULENGER, G. A. 1882: Catalogue of the Batrachia Salientia s. Ecaudata in the collection of the British Museum (2nd ed.): I–XVI, 1–495, figs. pls. I–XXX

— — 1885a: Catalogue of the lizards in the British Museum (Nat. Hist.). Vol. I, Geckonidae, Eublepharidae, Uroplatidae, Pygopodidae, Agamidae. – London: I–XII, 1–436, pls. I–XXXII

— — 1885b: Catalogue of the lizards in the British Museum (Nat. Hist.). Vol. II, Iguanidae, Xenosauridae, Zonuridae, Anguidae, Anniellidae, Helodermatidae Varanidae, Xantusiidae, Teiidae, Amphisbaenidae. – London: I–XIII, 1–497, pls. I–XXIV

— — 1887: Catalogue of the lizards in the British Museum (Nat. Hist.). Vol. III, Lacertidae, Gerrhosauridae, Scincidae, Anelytropidae, Dibamidae, Chamaeleontidae. – London: I–XII, 1–575, pls. I–XL

— — 1889: Catalogue of the Chelonians, Rhynchocephalians and Crocodiles in the British Museum (Nat. Hist.). – London (new ed.): I–X, 1–311, pls. I–VI

— — 1893: Catalogue of the snakes in the British Museum (Nat. Hist.). Vol. I, containing the families Typhlopidae, Glauconiidae, Boidae, Ilysiidae, Uropeltidae, Xenopeltidae and Colubridae aglyphae, part. – London: I–XIII, 1–447, pls. I–XXVIII

— — 1894: Catalogue of the snakes in the British Museum (Nat. Hist.). Vol. II, containing the conclusion of the Colubridae aglyphae. – London: I–XI, 1–382, pls. I–XX

— — 1896: Catalogue of the snakes in the British Museum (Nat. Hist.). Vol. III, containing the Colubridae (Opistoglyphae and Proteroglyphae), Amblycephalidae and Viperidae. – London: I–XIV, 1–727, pls. I–XXV

— — 1900: Batrachians. In: LANKESTER, E. R.: Report on a collection made by Messrs. F. V. McConnell and J. J. Quelch at Mount Roraima in British Guiana. – Trans. Linn. Soc. London, zool. ser. 2, **8** (2): 53–56, pl. 5

— — 1919: Synopsis of the American Species of *Rana*. – Ann. Mag. Nat. Hist. ser. 9, **III** (16): 408–416

— — 1920: A Monograph of the American Frogs of the genus *Rana*. – Proc. Amer. Acad. Sci. **55:** 413–480

BOUR, R. 1973: Contribution a la connaissance de *Phrynops nasutus* (Schweigger, 1812) et *Phrynops tuberculatus* (Luederwaldt, 1926). Description d'une nouvelle sous-espèce originaire du Paraguay, *Phrynops tubercula-*

tus vanderhaegei, (Testudinata-Pleurodira-Chelidae). – Bull. Soc. Zool. France **98:** 175–190, figs. 1–3, pl. 1, table 1

BRONGERSMA, L. D. 1937: Herpetological notes XIV–XVI. XV. The type of *Dipsas dieperinkii* Schlegel, 1837, and the genus *Pseustes* Fitzinger, 1843. – Zool. Med. **20:** 5–6, fig. 1

BURGHARDT, G. M. & A. S. RAND 1982: Iguanas of the world. Their Behavior, Ecology and Conservation: I–XIX, 1–472, figs., tables

BURMEISTER, H., 1856: Erläuterungen zur Fauna Brasiliens, enthaltend Abbildungen und ausführliche Beschreibungen neuer oder ungenügend bekannter Thier-Arten. – Berlin: I–VIII, 2 pp., 1–115, pl. 1–32

BURT, C. E. 1931: A study of the Teiid Lizards of the genus *Cnemidophorus,* with a special reference to their phylogenetic relationships. – U. S. Nat. Mus. Bull. **154:** 1–280, figs. 1–38

BURT, C. E. & M. D. BURT 1931: South American lizards in the collection of the American Museum of Nat. Hist. – Bull. Am. Mus. Nat. Hist. 61: 227–395, figs. 1–15

BUSACK, S. D. & C. H. ERNST 1980: Variation in mediterranean populations of *Mauremys* Gray, 1869 (Reptilia, Testudines, Emydidae). – Ann. Carnegie Mus. **49:** 251–264, figs. 1–3, tables 1–2

CARVALHO, A. L. DE 1955: Os jacarés do Brasil. – Arq. Mus. nac. Rio de J. **42:** 127–139, 1 fig., 3 maps, tables I–II, 4 pls.

CEI, J. M. 1968: Remarks on the geographical distribution and phyletic trends of South American toads. – The Pearce Sellards Ser. **13:** 1–21, figs. 1–6

— — 1972: *Bufo* of South America. – In: W. F. BLAIR, Evolution in the genus Bufo: 82–91, figs. 6–1 – 6–2

— — 1980 Amphibians of Argentina. – Mon. Zool. Ital. (N. S.) Monogr. **2:** I–XII, 1–609, figs. 1–212, pls. 1–24

COCHRAN, D. M. 1950: A new subspecies of toad from Santa Catharina, Brazil. – J. Wash. Acad. Sci. **40:** 238–239

— — 1955: Frogs of southeastern Brazil. – U. S. Nat. Mus. Bull. **206:** I–XVI, 1–423, Figs. 1–28, 15 graphs, pls. 1–34

COCTEAU, T. 1835: Sur un genre peu connu et imparfaitement décrit de Batraciens anoures à carapace dorsale osseuse et sur une nouvelle espèce de ce genre. – Mag. Zool. Anat. **5:** 1–12, pls. 7, 8

CUNHA, O. R. DA 1961: Lacertilios da Amazônia. Os Lagartos da Amazônia Brasileira, com especial referência aos representades na coleçâo do Museu Goeldi. – Bol. Mus. Goeldi (Zool.) **39:** 1–189

CUNHA, O. R. DA & F. P. DO NASCIMENTO 1978: Ofidios da Amazônia. As cobras da região leste do Pará. – Publ. Av. Mus. Goeldi **31:** 1–218, 1 map, pls. 1–41

CUVIER, G. 1817: Le règne animal distribué d'après son organisation pour servir de base a l'histoire naturelle des animaux et d'introduction a l'anatomie comparée. Tome **II.** – Paris, 1er ed.: I–XVIII, 1–532

— — 1829: Le règne animale distribué d'après son organisation pour servir de base a l'histoire naturelle des animaux et d'introduction a l'anatomie comparée. Tome **II.** – Paris, 2ème ed.: I–XV, 1–406

DAUDIN, F. M. 1802: Histoire naturelle des rainettes, des grenouilles et des crapauds. – Paris: 1–71 (folio), pls. I–XXXVIII

DIXON, J. A. 1973: A systematic review of the Teiid lizards, genus *Bachia,* with remarks on *Heterodactylus* and *Anotosaura.* – Misc. Publ. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas **57:** 1–47, figs. 1–15

— — 1976: *Bufo dapsilis* Myers and Carvalho, second known specimen and new to Peru. – Herp. Rev. **7:** 172, fig. 1

— — 1980: The Neotropical Colubrid snake genus *Liophis.* The generic concept. – Contr. Biol. Geol. Milwaukee Publ. Mus. **31:** 1–40, figs. 1–2, tables 1–3

DONOSO-BARROS, R. 1965: Distribución de las tortugas en Sudamérica. – Publ. Occ. Mus. Nac. Hist. Nat. **8:** 1–14

— — 1966: Contribucion al conocimiento de los cocodrilos de Venezuela. – Physis **26** (7): 15–32, figs. 8–19

DUELLMAN, W. E. 1956: The frogs of the hylid genus *Phrynohyas* Fitzinger, 1843. – Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich. **96:** 1–47, Figs. 1–10, maps 1–4, tables I–V, pls. I–VI

— — 1971a: The nomenclatural status of the names *Hyla boans* (Linnaeus) and *Hyla maxima* (Laurenti) (Anura: Hylidae). – Herpetologica **27** (4): 397–405

— — 1971b: A taxonomic review of South American hylid frogs, genus *Phrynohyas.* – Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. **4:** 1–21, figs. 1–3

— — 1972: South American frogs of the *Hyla rostrata* group (Amphibia, Anura, Hylidae). – Zool. Meded. **47:** 177–192, figs. 1–3, pls. 1–3, table 1

— — 1973: Frogs of the *Hyla geographica* group. – Copeia **1973** (3): 515–533, figs. 1–10

— — 1977: Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Hylidae, Centrolenidae, Pseudidae. – Das Tierreich **95:** I–XIX, 1–225

DUELLMAN, W. E. & J. A. RIVERO 1971: *Rana boans* Linnaeus, 1758 (Amphibia): request for placement on the official list of specific names in Zoology. Z. N. (S.) 1957. – Bull. Zool. Nomencl. **28:** 117–118

DUMÉRIL, A. M. C. & G. BIBRON 1835: Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles **2.** – Paris: I–II, 1–680

— — 1836: Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles **3.** – Paris: I–IV, 1–517

— — 1837: Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles, **4.** – Paris: I–II, 1–517

— — 1839: Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles, **5.** – Paris: I–VIII, 1–854

— — 1841: Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles, **8.** – Paris: I–III, 1–792

— — 1844: Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles, **6.** – Paris: I–XII, 1–609, 1 p.

DUMÉRIL, A. M. C., G. BIBRON & A. DUMÉRIL 1854a: Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles, **7.** – Paris: I–XII, 1–1536

DUMÉRIL, A. M. C., G. BIBRON & A. DUMÉRIL 1854b: Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles, Atlas. – Paris: 1–24, pls. 1–108

DUNN, E. R. 1935: Notes on American Mabuyas. – Proc. Acad. Nat. Sci. Philad. **87:** 533–557

— — 1948: American frogs of the family Pipidae. – Am. mus. nov. **1384:** 1–13. figs. 1–2

ERNST, C. H. 1978: A revision of the neotropical turtle genus *Callopsis* ((Testudines: Emydidae: Batagurinae). – Herpetologica **34:** 113–134, Figs. 1–4

ETHERIDGE, R. 1969: A review of the iguanid lizard genus *Enyalius.* – Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.) **18:** 233–260, figs. 1–11

— — 1970a: A review of the South American iguanid lizard genus *Plica.* – Bull. Br. Mus. Nat. Hist. (Zool.) **19:** 235–256, figs. 1–4, tables 1–2

— — 1970b: *Enyalius.* In: J. A. PETERS & R. DONOSO-BARROS: Catalogue of the Neotropical Squamata; Part II. Lizards and Amphisbaenians. – U. S. Nat. Mus. Bull. **297:** 117–118

— — 1970c: *Plica.* In: J. A. PETERS & R. DONOSO-BARROS: Catalogue of the Neotropical Squamata; Part II. Lizards and Amphisbaenians. – U. S. Nat. Mus. Bull. **297:** 230–231

— — 1982: Checklist of the Iguanine and Malagasy iguanid lizards. – In: G. M. BURGHARDT & A. S. RAND: Iguanas of the world, their Behavior, Ecology and Conservation: 7–37

FITZINGER, L. I. 1826a: Neue Classification der Reptilien nach ihren natürlichen Verwandtschaften. Nebst einer Verwandtschaftstafel und einem Verzeichnisse der Reptilien-Sammlung des K. K. Zoologischen Museums zu Wien. – Wien: 1–66, 1 Tafel

— — 1826b: Kritische Bemerkungen über J. Waglers Schlangenwerk. – Isis (Oken) **1826** (9): 881–909

— — 1827: Recension des Spixischen Eidechsenwerkes. – Isis (Oken) **20:** 741–750

— — 1836: Entwurf einer systematischen Anordnung der Schildkröten nach den Grundsätzen der natürlichen Methode. – Ann. Wien. Mus. Naturgesch. **1** (6): 103–128

— — 1843: Systema Reptilium. Fasc. primus: Amblyglossae. – Wien: 1–10, I–VI

— — 1864: Bilder-Atlas zur wissenschaftlich-populären Naturgeschichte der Amphibien in ihren sämtlichen Hauptformen. – Wien: 1–200

FRAIRE, W., R. A. MITTERMEIER & A. G. J. RHODIN 1978: Blood biochemistry and realtione among *Podocnemis* turtles (Pleurodira, Pelomedusidae). – Comp. Biochem. Physiol. **61B:** 139–143, figs. 1–2, table 1

FREIBERG, M. A. & A. L. DE CARVALHO 1965: El yacaré sudamericana, *Caiman latirostris* (Daudin). – Physis **25:** 351–361, figs. 1–4

FRETEY, J. 1975: Les Chéloniens de Guyane française. – Bull. Soc. Zool. France **100:** 674–675

— — 1977: Les Chéloniens de Guyane française. I. Étude préliminaire. – Paris: I–V, 1–201, figs. 1–37, tables I–XXIII (mimeographed)

FRETEY, J., M. S. HOOGMOED & J. LESCURE 1977: Étude taxinomique de *Rhinoclemmys punctularia punctularia* (Daudin) (Testudinata, Emydidae). – Zool. Meded. **52:** 63–80, figs. 1–5, pl. 1

FRÓES, O. M. 1957: Notas Quelonologicas. I. Atualização da nomenclatura dos quelonios Brasileiros. – Iheringia, Zool. **2:** 1–24

FUNKHAUSER, A. 1957: A review of the Neotropical tree-frogs of the genus *Phyllomedusa.* – Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Stanford Univ., **5:** 1–89

GALLARDO, J. M. 1964: Consideraciones sobre *Leptodactylus ocellatus* (L.) (Amphibia, Anura) y especies aliadas. – Physis **24:** 373–384, pls. I–III

— — 1965: The species *Bufo granulosus* Spix (Salientia: Bufonidae) and its geographic variation. – Bull. Mus. Comp. Zool. **134:** 107–138, figs. 1–2, maps 1–4, tables 1–2

GANS, C. 1961: Review of: W. HELLMICH: Die Sauria des Gran Chaco und seiner Randgebiete (the lizards of the Gran Chaco and its periphery). – Copeia **1961** (2): 251–252
— — 1967: A checklist of recent Amphisbaenians (Amphisbaenia, Reptilia). – Bull. Am. Mus. Nat. Hist. **135:** 61–106
GLOYD, H. K. 1940: The rattlesnakes. Genera *Sistrurus* and *Crotalus.* A study in zoogeography and evolution. – Chic. Acad. Sci. Spec. Publ. **4:** I–VII, 1–266, 4 pp, figs. 1–10, maps 1–22, pls. 1–31
GOELDI, E. A. 1895: Contribution to the knowledge of the breeding-habits of some tree-frogs (Hylidae) of the Serra dos Orgãos, Rio de Janeiro, Brazil. – Proc. Zool. Soc. London **1895:** 89–97, figs. 1–2
— — 1902: Lacertilios. Lagartos do Brasil. – Bol. Mus. Paraense (Mus. Goeldi) **3:** 499–560
— — 1905: Chelonios do Brasil. Capitulo primeiro da Monographia Reptils do Brasil. – Bol. Mus. Goeldi **4:** 699–756
GOIN, C. J. 1971: A synopsis of the tree frogs of Suriname. – Ann. Carn. Mus. **43:** 1–23, fig. 1
GORHAM, S. W. 1962: Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Gymnophiona. – Das Tierreich, **78:** I–X, 1–25
— — 1966: Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Ascaphidae, Leiopelmatidae, Pipidae, Discoglossidae, Pelobatidae, Leptodactylidae, Rhinophrynidae. – Das Tierreich, **85:** I–XVI, 1–222
GRAVENHORST, J. L. C. 1825: *Stombus,* eine neue Amphibien-Gattung. – Isis (Oken) **1825** (2); zweiter Band: 920–922
— — 1851: Über die im zoologischen Museum der Universität Breslau befindlichen Wirtelschleichen (Pseudosaura), Krüppelfüßler (Brachypoda) und einige andere, denselben verwandte Reptilien aus den Zünften der Schleichen und Dickzüngler. – Nov. Act. Acad. Caes. Leop.-Carol. Nat. Cur. **23** (1): 291–394, pls. 27–45
GRAY, J. E. 1831a: A synopsis of the species of the Class Reptilia. – In: E. GRIFFITH & E. PIDGEON; The Class Reptilia arranged by the Baron Cuvier, with specific descriptions, London: 1–110
— — 1831b: Synopsis Reptilium, or short descriptions of the species of Reptiles. Part I; Cataphracta, Tortoises, Crocodiles and Enaliosaurians. – London: 1–85
— — 1838: Catalogue of the slender-tongued Saurians, with descriptions of many new genera and species. – Ann. Mag. Nat. Hist. **1:** 390–394
— — 1839: Catalogue of the slender-tongued Saurians, with descriptions of many new genera and species. – Ann. Mag. Nat. Hist. **2:** 331–337
— — 1844: Catalogue of the Tortoises, Crocodiles and Amphisbaenians in the collection of the British Museum. – London: I–VIII, 1–80
— — 1845: Catalogue of the specimens of lizards in the collection of the British Museum. – London: I–XXVIII, 1–289
— — 1855: Catalogue of shield reptiles in the collection of the British Museum. Part I; Testudinata (Tortoises). – London: 4pp, 1–79, 2pp, pls. I–XLII
— — 1870: Supplement to the Catalogue of shield reptiles in the collection of the British Museum. Part I; Testudinata (Tortoises) – London: I–X, 1–120
— — 1872a: Appendix to the Catalogue of shield reptiles in the collection of the British Museum. Part I; Testudinata (Tortoises). – London: 4pp, 1–28
— — 1872b: Catalogue of shield reptiles in the collection of the British Museum. Part II; Emydosaurians, Rhynchocephalians and Amphisbaenians. – London: I–VI, 1–41
HAHN, D. E. 1980: Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Anomalepidae, Leptotyphlopidae, Typhlopidae. – Das Tierreich, **101:** I–XII, 1–93
HARRIS, H. S. & R. S. SIMMONS 1978: A preliminary account of the rattle-snakes with the descriptions of four new subspecies. – Bull. Maryl. Herp. Soc. **14** (3): 105–211, figs. 1–88, maps 1–31
HARDY, J. D. 1982: Biogeography of Tobago, West Indies, with special reference to amphibians and reptiles: a review. – Bull. Maryland Herp. Soc. **18** (2): 37–142, figs. 1–29
HELLMICH, W. 1960: Die Sauria des Gran Chaco und seiner Randgebiete. – Abh. Bayr. Akad. Wiss., Math.-Natw. Kl., Neue Folge, H. **101:** 1–131 map, pls. 1–2
HEYER, W. R. 1968: The proper name for the type-species of the genus *Leptodactylus.* – Copeia **1968** (1): 160–162
— — 1978: Systematics of the *fuscus*-group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). – Nat. Hist. Mus. L. A. Co. Bul. **29:** 1–85, figs 1–69, tables 1–7
— — 1979: Systematics of the *pentadactylus* species group of the frog genus *Leptodactylus* (Amphibia, Leptodactylidae). – Smiths. Contr. Zool. **301:** 1–43, figs. 1–23
— — 1983: Clarification of the names *Rana mystacea* Spix, 1824, *Leptodactylus amazonicus* Heyer, 1978 and

a description of a new species, *Leptodactylus spixi* (Amphibia, Leptodactylidae). – Proc. Biol. Soc. Wash.; **96** (2): 270–272

HÖDL, W. 1977: Call differences and calling site segregation in Anuran species from central Amazonian floating meadows. – Oecologia **28:** 351–363, figs. 1–6, tables 1–3

HOGE, A. R. 1964a: Posição sistemática de *Natrix sexcarinatus* Wagler, 1824, Serpentes. – Mem. Inst. Butantan **30:** 27–30, 3 figs.

— — 1964b: Serpentes da Fundação "Surinam Museum". – Mem. Inst. Butantan **30:** 51–64

— — 1966: Preliminary account on neotropical Crotalinae (Serpentes, Viperidae). – Mem. Inst. Butantan **32:** 109–184, maps I–IX, pls. I–XX

HOGE, A. R. & A. C. DE MARANHÃO NINA 1964: Serpentes coletadas pelo Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. – Mem. Inst. Butantan **30** (1960–62): 71–96, maps 1–3, pls. 1–11

HOGE, A. R. & S. A. ROMANO 1969: Notes on *Pseustes dieperinckii* (Schlegel) Serpentes. – Mem. Inst. Butantan **34:** 89–92, 2 figs.

— — 1971: Neotropical Pit Vipers, Sea Snakes and Coral Snakes. In: W. BÜCHERL & E. E. BUCKLEY (ed.): Venomous animals and their venoms, **II.** Venomous Vertebrates. – New York and London: 211–293

— — 1972: Sinopse das serpentes peçonhentas do Brasil. – Mem. Inst. Butantan **36:** 109–208, maps 1–7, pls. 1–57

HOGE, A. R. & S. A. ROMANO-HOGE 1981a: Poisonous snakes of the world. Part I. checklist of the pit viper, Viperoidea, Viperidae, Crotalinae. – Mem. Inst. Butantan **42/43** (1978/79): 179–310, figs. 1–66

— — 1981b: Sinopse das serpentes peçonhentas do Brasil. – Mem. Inst. Butantan **42/43** (1978/79): 373–497, figs. 1–193

HOOGMOED, M. S. 1973: Notes on the herpetofauna of Surinam IV. The lizards and amphisbaenians of Surinam. – Biogeographica **IV:** I–V. 1–419, 1–81 figs., 1–42 pls., 1–30 tables (The Hague).

— — 1977: On a new species of *Leptotyphlops* from Surinam, with notes on the other Surinam species of the genus (Leptotyphlopidae, Serpentes). – Notes on the herpetofauna of Surinam V. – Zool. Med. **51** (7): 99–123, 10 figs., 2 pls., 4 tables

— — 1979a: Resurrection of *Hyla ornatissima* Noble (Amphibia, Hylidae) and remarks on related species of green tree frogs from the Guiana area. – Notes on the herpetofauna of Surinam VI. – Zool. Verh. **172:** 1–46, 11 figs., 6 pls.

— — 1979b: The Herpetofauna of the Guiana Region. In: W. E. DUELLMAN (ed.): The South American Herpetofauna; its origin, evolution and dispersal. – Univ. Kansas Mus. Nat. Hist. Monogr. **7:** 241–279, figs. 10.1–10.13, tables 10.1–10.8

HOOGMOED, M. S. & J. LESCURE 1975: An annotated checklist of the lizards of French Guiana, mainly based on two recent collections. – Zool. Med. **49** (13): 141–171, 1 fig., 1 pl.

JACKSON, J. F. 1978: Differentiation in the genera *Enyalius* and *Strobilurus* (Iguanidae): implications for Pleistocene climatic changes in Eastern Brazil. – Arq. Zool. **30:** 1–79, 38 figs., 10 tables

JAN, G. 1859: Spix' Serpentes Brasiliensis beurteilt nach Autopsie der Originalexemplare und auf die Nomenclatur von Duméril und Bibron zurückgeführt. – Arch. f. Nat. gesch. **25:** 272–275

— — 1863a: Enumerazione sistematico degli ofidi apparteneti al gruppo Coronellidae. – Arch. per la Zool. **II** (2): 213–330

— — 1863b: Elenco sistematico degli ofidi descritti e disegnati per l'Iconografia Generale. – Milano: I–VII, 9–143

JAN, G. & F. SCORDELLI 1866–70: Iconographie générale des Ophidiens. Tome **II.** – Milan: 1–9, livr. 18–34

JIMENEZ, DE LA ESPADA, M. 1875: Vertebrados del Viaje al Pacifico verificado de 1862 a 1865 por una comision de naturalistas enviado por el Gobierno Español. – Madrid: 1–208, 6 pls.

— — 1898: Examen descriptivo del grupo de los *Hemiphractus.* – An. Soc. Esp. Hist. Nat. **27:** 379–410

KAUP, J. J. 1825: Einige Bemerkungen zu dem Spixiischen Prachtwerke. – Isis (Oken) **16:** 593

— — 1826: Beyträge zur Amphibiologie und Ichthyologie. Monographie der Gattung Uraniscodon. – Isis (Oken) **19:** 89–91

— — 1827: Zoologische Monographien. Vermischte Bemerkungen. – Isis (Oken) **20** (6/7): 624

— — 1828: Kritik der Spixischen Schildkröten. – Isis (Oken) **21** (11): 1150–1151

KEISER, E. D. 1974: A systematic study of the Neotropical Vine Snake, *Oxybelis aeneus* (Wagler). – Bull. Tex. Mem. Mus. **22:** 1–51, 3 figs, 15 tables

KLAUBER, L. M. 1939: Three new worm snakes of the genus *Leptotyphlops.* – Trans. San Diego Soc. Nat. Hist. **9** (14): 59–66, 6 figs.

— — 1956: Rattlesnakes, Their Habits, Life Histories and Influence on Mankind; Vol. **1.** – Berkeley and Los Angeles: I–XXIX, 1–708

— — 1972: Rattlesnakes. Their Habits, Life Histories and Influence on Mankind; Vol. **1**, second ed. – Berkeley and Los Angeles: I–XXX, 1–740

KLUGE, A. G. 1969: The evolution and geographical origin of the New World *Hemidactylus mabouia-brookii*-complex (Gekkonidae, Sauria). – Misc. Publ. Mus. Zool. Univ. Mich. **138:** 1–78, 15 figs., 23 tables

LAZELL, J. D. 1973: The Lizard Genus *Iguana* in the Lesser Antilles. – Bull. Mus. Comp. Zool. **145** (1): 1–28, 12 figs.

LESCURE, J. 1976: Contribution à l'étude des amphibiens de Guyane francaise. VI. Liste préliminaire des Anoures. – Bull. Mus. natn. Hist. Nat., 3e serie, **377:** 475–524, 4 figs.

LICHTENSTEIN, H. 1823: Verzeichnis der Doubletten des Zoologischen Museums der Königl. Universität zu Berlin, nebst Beschreibung vieler bisher unbekannter Arten von Säugetieren, Vögeln, Amphibien und Fischen. – Berlin: I–X, 1–118

LINNAEUS, C. 1749: Amoenitates Academicae, seu dissertationes variae Physicae, Medicae, Botanicae, Vol. **I.** – Stockholm and Leipzig: 6pp, 1–610, 9pp, 15 pls.

— — 1758: Systema Naturae per Regna tria Naturae, secundum Classes, Ordines, Genera, Species, cum characteribus, differentiis, synonymus, locis. Ed. 10, Tom. **I.** – Stockholm: 1–823

LÖNNBERG, E. 1896: Linnean type-specimens of birds, reptiles, batrachians and fishes in the zoological museum of the R. University in Upsala. – Bih. K. Svensk Vet. Akad. Handl. **22** (IV, I): 1–45

LÜDERWALDT, H. 1926: Os Chelonios brasileiros com a lista das especies do Museu Paulista. – Rev. Mus. Paulista **14:** 403–470, 12 pls.

LUTZ, A. 1925: Batraciens du Brésil II. – Compt. Rend. Soc. Biol. Paris **93** (22): 211–224

— — 1926a: Observations on brazilian batrachians: part I: the genus *Leptodactylus*. – Mem. Inst. Osw. Cruz **19** (2): 139–174, pls. 30–37

— — 1926b: New species of Brasilian Batrachians. Preliminary note. – Trabalho Inst. Osw. Cruz: 1–16

— — 1930: Second paper on brasilian and some closely related species of the genus *Leptodactylus*. – Mem. Inst. Osw. Cruz **23** (1): 21–34, pls. I–V

— — 1934: Notas sobre especies brasileiras do genero *Bufo* (zur Kenntnis der Brasilianischen Kroeten des Genus Bufo). – Mem. Inst. Osw. Cruz **28** (1): 135–159, pls. 13–27

LUTZ, B. 1949: Anfibios Anuros da Coleção Adolpho Lutz. II, Especies verdes do gênero *Hyla* do leste-meridional do Brasil. – Mem. Inst. Osw. Cruz **46** (3): 551–577

— — 1951: Anfibios Anuros da Coleção Adolpho Lutz do Instituto Oswaldo Cruz. IV. Formas aliadas às *Hylas* verdes da Região Leste-Meridional. Adendo à Parte II. – Mem. Inst. Osw. Cruz **47** (3/4): 303–335, 2 figs, 2 pls., 1 map

— — 1968: New Brazilian Forms of *Hyla*. – Pearce-Sellards Ser., Tex. Mem. Mus. **10:** 1–18, 8 figs.

— — 1973: Brazilian species of *Hyla*. – Austin and London: I–XVIII, 1–260, pls. I–VII

LYNCH, J. D. 1970: Systematic status of the American Leptodactylid frog genera *Engystomops, Eupemphix* and *Physalaemus*. – Copeia **1970** (3): 488–496

— — 1971: Evolutionary relationships, osteology and zoogeography of Leptodactyloid frogs. – Univ. Kans. Mus. Nat. Hist. Misc. Publ. **53:** 1–238, 131 figs.

— — 1972: Generic partitioning of the South American Leptodatylid frog genus *Eupsophus* Fitzinger, 1843 (sensu lato). – Bull. Soc. Calif. Acad. Sci. **71** (1): 2–11, 3 figs.

MEDEM, F. J. 1958: The crocodilian genus *Palaeosuchus*. – Field. Zool. **39:** 227–247, 5 figs.

— — 1967: El género „*Paleosuchus*" en Amazonia. – Atas do Simpósio sôbre a Biota Amazônica **3** (Limnologie): 141–162, 1 map, 4 tables

— — 1973: El primer hallazgo de la tortuga *Phrynops rufipes* (Spix) en Colombia. – Rev. Ac. Colomb. Cienc. **14:** 49–68, 8 figs.

— — 1981: Nomenclatura. In: Los crocodylia de Sur America; Vol. **I,** Los crocodylia de Colombia. – Bogotá: 53–64, figs. 41–45

MÉHELŸ, L. v. 1904: Investigations on Paraguayan batrachians. – Ann. Mus. Nat. Hung. **2:** 207–232, pl. XIII

MERREM, B. 1820: Tentamen Systematis Amphibiorum. – Marburg: I–XV, 1–191, 1 pl.

MERTENS, R. 1967: Bemerkenswerte Süßwasserschildkröten aus Brasilien. – Senck. biol. **48:** 71–82, 4 figs.

— — 1970: Zur Kenntnis von *Phrynops nasutus*. – Senck. biol. **51:** 17–20, 1 fig.

MERTENS, R. & H. WERMUTH 1960: Die Amphibien und Reptilien Europas (Dritte Liste nach dem Stand vom 1. Januar 1960). – Frankfurt: I–XI, 1–264, 46 figs.

MIKAN, J. C. 1820: Delectus florae et faunae Brasiliensis. – Vienna: Title page, dedication, preface and 24 pls., all unnumbered

MIRANDA-RIBEIRO, A. DE 1920: Os Brachycephalideos do Museo Paulista. – Rev. Mus. Paulista **12:** 305–315
— — 1922a: A unica verdadeira rã do continente Sud Americano. – Rev. Mus. Paulista **13:** 801–809, 2 pls., 1 map
— — 1922b: *Elosia,* Tsch. e os generos correlatos. – Rev. Mus. Paulista **13:** 813–821, 2 pls.
— — 1922c: Os Hylodideos do Museu Paulista. – Rev. Mus. Paulista **13:** 825–846, 3 pls.
— — 1926: Notas para servirem ao estudo dos Gymnobatrachios (Anura) Brasileiros. – Arch. Mus. Nac. **27:** 1–227, 110 figs., pls. I–XXII
— — 1927: Os Leptodactylidae do Museu Paulista. – Rev. Mus. Paulista 15: 113–134, 3 pls.
MITTERMEIER, R. A. 1975: A Turtle in every pot. A valuable South American resource going to waste. – Animal Kingdom **1975** (April–May): 9–14, 4 figs.
MITTERMEIER, R. A., A. G. J. RHODIN; F. MEDEM, P. SOINI; M. S. HOOGMOED & N. CARRILLO DE ESPINOZA 1978: Distribution of the South American chelid turtle *Phrynops gibbus,* with observations on habitat and reproduction. – Herpetologica **34** (1): 94–100, 1 fig., 2 tables
MITTERMEIER, R. A. & R. A. WILSON 1974: Redescription of *Podocnemis erythrocephala* (Spix, 1824), an Amazonian pelomedusid turtle. – Pap. Av. Zool. **28:** 147–162
MÜLLER, L. 1922: Über eine Sammlung Froschlurche von Sta. Catharina nebst Beschreibung zweier neuer Arten. – Bl. Aqu. Terr. **33** (11): 167–171, 6 figs.
— — 1924a: Zur Nomenklatur der südamerikanischen Kaiman-Arten. – Zool. Anz. **58:** 315–320
— — 1924b: Beiträge zur Osteologie der rezenten Krokodilier. – Z. Morph. Ökol. Tiere **2:** 427–460, 5 figs., pls. IV–V
— — 1927: Ergebnisse einer zoologischen Forschungsreise in Brasilien 1913–14 von Prof. Dr. E. Bresslau. Amphibien und Reptilien der Ausbeute Prof. Bresslau's in Brasilien 1913–14. – Abh. Senck. Natf. Ges. Frankfurt **40:** 257–304
— — 1935: Über eine neue Podocnemis-Art *(Podocnemis vogli)* aus Venezuela nebst ergänzenden Bemerkungen über die systematischen Merkmale der ihr nächstverwandten Arten. – Zool. Anz. **110:** 97–109, 3 figs.
MÜLLER, L. & L. D. BRONGERSMA 1933: Über die Identität von *Thecadactylus pollicaris* Spix, 1825 mit *Phyllopezus goyazensis* Peters, 1877. – Zool. Med. Leiden **15:** 156–161
MÜLLER, P. 1966: Ein Wiederfund der Roten Krötenkopf-Schildkröte *(Phrynops rufipes).* – DATZ **19** (12): 373–374, 2 figs.
— — 1969: Über den Subspecies-Status südbrasilianischer *Bufo ictericus.* – DATZ **22** (11): 340–342, 3 figs.
MYERS, C. W. & J. W. DALY 1979: A name for the Poison Frog of Cordillera Azul, Eastern Peru, with notes on its biology and skin toxins (Dendrobatidae). – Am. Mus. Nod. **2674:** 1–24, 14 figs., 2 tables
MYERS, C. W., J. W. DALY & B. MALKIN 1978: A dangerously toxic new frog of western Colombia, with discussion of blowgun fabrication and dart poisoning. – Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. **161:** 309–365, 28 figs, 2 pls.
MYERS, G. S. 1962: The American Leptodactylid Frog Genera *Eleutherodactylus, Hylodes (= Elosia)* and *Caudiverbera (= Calyptocephalus).* – Copeia **1962** (1): 95–201
MYERS, G. S. & A. L. DE CARVALHO 1945: Notes on some new or little known brazilian amphibians, with an examination of the history of the Plata salamander, *Ensatina platensis.* – Bol. Mus. Nac. Nov. Ser. Zool. **35:** 1–24, 18 figs.
NATTERER, J. 1840: Beitrag zur näheren Kenntnis der südamerikanischen Alligatoren, nach gemeinschaftlichen Untersuchungen mit L. J. Fitzinger. – Ann. nat.-hist. Hof.-Mus. Wien **2:** 311–324, pls. XXI–XXVIII
NIEDEN, F. 1913: Gymnophiona (Amphibia apoda). – Das Tierreich **37:** I–IX, 1–30, 17 figs.
— — 1923: Anura, I. Subordo Aglossa und Phaneroglossa, Sectio I Accifera. – Das Tierreich **46:** I–XXXII, 1–584, 380 figs.
— — 1926: Anura II, Engystomatidae. – Das Tierreich **49:** I–XVI, 1–110, 55 figs.
NOBLE, G. K. 1926: An analysis of the remarkable cases of distribution among the Amphibia, with descriptions of new genera. – Amer. Mus. Nov. **212:** 1–24, 9 figs.
OPINION 1029 1974: *Rana boans* Linnaeus, 1758 (Amphibia): Placed on the official list of specific names in zoology. – Bull. Zool. Nomencl. **31** (4): 188–189
OREJAS-MIRANDA, B. R. 1967: El género "Leptotyphlops" en la región Amazônica. – Atas do Simpósio sôbre a Biota Amazónica **5** (Zool.): 421–442, 2 figs.
PAPAVERO, N. 1971: Essays on the history of Neotropical Dipterology, with special reference to collectors (1750–1905). Vol. **I.** – Sao Paulo: 6pp, I–VII, 1–216, 10 figs., 12 maps
PARKER, H. W. 1927: A revision of the frogs of the Genera *Pseudopaludicola, Physalaemus* and *Pleurodema.* – Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. **9,** 20: 450–478, 5 figs.
— — 1935: The frogs, lizards and snakes of British Guiana. – Proc. Zool. Soc. London **1935** (3): 505–530

PETERS, J. A. & R. DONOSO-BARROS 1970: Catalogue of the Neotropical Squamata: Part II Lizards and Amphisbaenians. – U. S. Natn. Mus. Bull. **297:** I–VIII, 1–293, 104 figs.
PETERS, J. A. & B. OREJAS-MIRANDA 1970: Catalogue of the Neotropical Squamata: Part I Snakes. – U. S. Natn. Mus. Bull. **297:** I–VIII, 1–347, figs.
PETERS, W. 1862a: Die Batrachier-Gattung *Hemiphractus.* – Monatsber. K. Akad. Wiss. Berlin **1862:** 144–152, 2 pls.
— — 1862b: Über *Cerrosaura* und die mit dieser Gattung verwandten Eidechsen aus Südamerika. – Abh. K. Akad. Wiss. Berlin **1862:** 165–225, 3 pls.
— — 1864: Über verschiedene Batrachier, namentlich über die Originalexemplare der von Schneider und Wiegmann beschriebenen Arten des zoologischen Museums zu Berlin. – Monatsber. K. Akad. Wiss. Berlin **1864:** 76–82
— — 1873a: Über die von Spix in Brasilien gesammelten Batrachier des Königlichen Naturalienkabinetts zu München. – Monatsber. K. Akad. Wiss. Berlin **1873:** 196–227
— — 1873b: Über Herrn Dr. O. Wucherer's Batrachiersammlung aus Bahia. – Monatsber. K. Akad. Wiss. Berlin **1873:** 768–773, 1 pl.
— — 1877: Herpetologische Notizen. I. über die von Spix in Brasilien gesammelten Eidechsen des Königlichen Naturalien-Kabinets zu München. – Monatsber. K. Akad. Wiss. Berlin **1877:** 407–414
PRESCH, W. 1973: A Review of the Tegus, Lizard Genus *Tupinambis* (Sauria: Teiidae) from South America. – Copeia **1973** (4): 740–746, 1 fig., 1 table
PRITCHARD, P. C. H. 1964: Turtles of British Guiana. – J. Brit. Guiana Mus. **39:** 19–45, 25 pls.
— — 1967: Living turtles of the world. – Neptune City, N. J.: 1–288, figs.
— — 1979: Encyclopedia of Turtles. – Neptune City, N. J.: 1–895, figs.
RADDI, G. 1820: Di alcune specie nuove di rettili, e piante brasiliane. – Mem. Mat. Fis. Soc. It. Sc. (Modena) **18** (Fasc. 2 Mem. Fis.): 313–347
— — 1827: Über einige neue Gattungen Lurche aus Brasilien. – Isis **20** (6): 489–490 (abstract of Raddi 1820)
REBOUCAS-SPIEKER, R. 1974: Distribution and differentiation of animals along the coast and in continental islands of the state Sao Paulo, Brasil. 2. Lizards of the genus *Mabuya* (Sauria, Scincidae). – Pap. Av. Zool. **28** (12): 197–240, 4 maps, 6 figs., 12 graphs, 2 diagr., 7 tables, 6 pls.
— — 1981a: Sobre uma espécie de *Mabuya* do nordeste do Brasil (Sauria, Scincidae). – Pap. Av. Zool. **34** (9): 121–123, 1 fig.
— — 1981b: Sobre uma nova espécie de *Mabuya* da Amazonia Brasileira (Sauria, Scincidae). – Pap. Av. Zool. **34** (16): 161–163
REINHARDT, J. & C. LÜTKEN 1861: Bidrag til Kundskab om Brasiliens Padder og Krybdyr. Første Afdeling: Padderne og Öglerne. – Vid. Med. nat. Foren. Copenh. **1861:** 143–242, pls. III–VI
RHODIN, A. G. J., R. A. MITTERMEIER, A. L. GARDNER & F. MEDEM 1978: Karyotypic analysis of the *Podocnemis* turtles. – Copeia **1978** (4): 723–728, 1 fig., 2 tables
RIVERO, J. A. 1969: Sobre la *Hyla rubra* Laurenti y la *Hyla x-signata* Spix (Amphibia, Salientia). – Mem. Soc. Cien. Nat. La Salle **29:** 109–118, 2 pls.
ROMANO, S. A. R. W. DE L. & A. R. HOGE 1973: Nota sobre *Xenodon* e *Ophis,* Serpentes, Colubridae. – Mem. Inst. Butantan **36:** 209–214, 3 pls.
ROZE, J. A. 1957: Resumen de una revision del genero *Hydrops* (Wagler), 1830 (Serpentes: Colubridae). – Acta biol. Venez. **2** (8): 51–95, 14 figs.
RUIBAL, R. 1952: Revisionary studies of some South American Teiidae. – Bull. Mus. Comp. Zool. **106:** 477–529, 10 figs.
SCHLEGEL, H. 1826: Notice sur l'Erpétologie de l'ile de Java, par M. Boie (Ouvrage manuscrit). – Bull. Sc. Nat. Nat. Geol. **9:** 233–240
— — 1827: Erpetologische Nachrichten. – Isis (Oken) **20:** 281–294
— — 1837a: Essai sur la physionomie des serpents. Partie descriptive. – Leiden: 1–606, I–XV, 1 pp.
— — 1837–1844: Abbildungen neuer oder unvollständig bekannter Amphibien nach der Natur oder dem Leben entworfen, herausgegeben und mit einem erläuternden Text begleitet. – Düsseldorf: I–XIV, 1–141, 50 pls.
SCHMIDT, K. P. 1928: Notes on South American caimans. – Field Mus. Nat. Hist. Zool. **12:** 205–231, pls. 16–21, figs. 1–3
SCHMIDT, K. P. & R. F. INGER 1951: Amphibians and reptiles of the Hopkins-Banner expedition to Brazil. – Fieldiana (Zool.) **31:** 439–465
SCHNEIDER, J. G. 1799: Historiae Amphibiorum naturalis et Literariae. Vol. **I.** – Jena: I–XIII, 1–264, pls. I–II

SCHWEIGGER, A. F. 1812: Prodromi Monographiae Cheloniorum. – Königsb. Arch. Nat.-gesch. Math. **1:** 271–458
— — 1814: Prodromi monographiae Cheloniorum. – Regensburg: I–VI, 3–58
SEBA, A. 1734: Locupletissimi rerum naturalium thesauri accurata descriptio et iconobis artificiosissimis expressio, per universam physices historiam. Vol. **I.** – Amsterdam: 34 pp, 1–178, 2 pls., pls. I–III
SHAW, G. 1802: General Zoology, or Systematic Natural History 3 (2). Amphibia. – London: I–VI, 1p, 313–615, pls. 87–140
SIEBENROCK, F. 1902: Zur Systematik der Schildkröten-Gattung *Podocnemis* Wagler. – Sitz. ber. kais. Akad. Wiss. Wien, Math.-Natw. Kl., **III** (1): 157–170, 9 figs.
— — 1904: Schildkröten von Brasilien. – Denkschr. Math.-Natw. Kl. kais. Akad. Wiss. Wien **76:** 1–28, 5 figs., 3 pls.
— — 1905: Die Brillenkaimane von Brasilien. – Denkschr. Akad. Wiss. Wien **76:** 29–39, 9 Fig.
— — 1909: Synopsis der rezenten Schildkröten mit Berücksichtigung der in historischer Zeit ausgestorbenen Arten. – Zool. Jb., Suppl., **10** (3): 427–618
SILVERSTONE, P. A. 1971: *Dendrobates* Wagler, 1830 (Amphibia: Anura): proposed designation of type-species under the plenary powers. Z. N. (S.) 1930. – Bull. zool. Nomencl. **27** (5/6): 262–264
— — 1975: A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Dendrobates* Wagler. – Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Bull. **21:** 1–55, 24 figs., 7 tables, frontispieces I–II
— — 1976: A revision of the poison-arrow frogs of the genus *Phyllobates* Bibron in Sagra (family Dendrobatidae). – Nat. Hist. Mus. Los Angeles Co. Sci. Bull **27:** 6pp, 1–53 18 figs., frontispieces I–II
SMITH, H. M. 1978: The Status of Suppressed Names and of *Callopsis* Gray (Reptilia: Testudines). – Herp. Review **9** (3): 93
SMITH, H. M. & J. C. LIST 1958: The type of the blind snake *Stenostoma albifrons.* – Herpetologica **13:** 271
SMITH, H. M., R. B. SMITH & H. L. SAWIN 1976 ("1974"): The Generic Name of the Neotropical Semiterrestrial Emydine Turtles. – Trans. Kansas Acad. Sci. **22:** 211–217
SMITH, N. J. H. 1979: Quelônios aquáticos da Amazônia: un recurso ameçado. – Acta Amazonica **9** (1): 87–97, 10 figs.
SPIX, J. B. DE 1824: Animalia Nova sive species novae Testudinum Ranarum, quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII – MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae regis. – Monachii: 4pp, 1–53, pls. 1–17 + 1–22
— — 1825: Animalia Nova sive species novae Lacertarum, quas in itinere per Brasiliam annis MDCCCXVII–MDCCCXX jussu et auspiciis Maximiliani Josephi I. Bavariae regis. – Monachii: 2pp, 1–26, 18 pls.
SPIX, J. B. VON 1826: Berichtigung der Bemerkungen des Herrn Dr. Boie in Leyden ueber die von Herrn Dr. Spix abgebildeten Saurier (Isis 1826, Heft 1, S. 117). – Isis (Oken) **18:** 601–604
STEINDACHNER, F. 1864: Batrachologische Mitteilungen. – Verh. zool. bot. Ges. Wien **14:** 239–288, pls. IX–XVII
STIMSON, A. F. 1969: Liste der rezenten Amphibien und Reptilien: Boidae (Boinae + Bolyeriinae + Loxoceminae + Pythoninae). – Das Tierreich **89:** I–XI, 1–49
STRAUCH, A. 1865: Vertheilung der Schildkröten über den Erdball. – Mém. Ac. Imp. Sc. St. Petersb. **7** ser., 8 (13): 1–207
— — 1881: Bemerkungen über die Eidechsenfamilie der Amphisbaeniden. – Mel. Biol. Bull. Ac. Imp. Sc. St. Petersb. **II:** 355–479 (Bull. 28: 45–131)
— — 1890: Bemerkungen über die Schildkrötensammlung im zoologischen Museum der kaiserlichen Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg. – Mém. Ac. Imp. Sc. St. Petersb. 7 ser., **38** (2): 1–127 1p, pls. I–IV
TAYLOR, E. H. 1968: The Caecilians of the World. A Taxonomic Review. – Larence, Kansas: I–VIII, 6pp, 1–848, 425 figs., tables
TEMMINCK, C. J. & H. SCHLEGEL 1838: Reptilia. In: Ph. F. v. SIEBOLD: Fauna Japonica. – Amsterdam: I–XXI, 1–144, 27 pls., 1 map
THOMAS, R. 1965: The genus *Leptotyphlops* in the West Indies with description of a new species from Hispaniola (Serpentes, Leptotyphlopidae). – Breviora **222:** 1–12, 3 figs.
TIEFENBACHER, L. 1982: Johann Baptist von Spix und die erste bayerische Expedition durch Brasilien (1817–1820). „Es fehlen uns die Worte, um die Leiden zu schildern...". – Charivari **8** (2): 3–10
TROSCHEL, F. H. 1848: Amphibien. In: R. SCHOMBURGK: Reisen in Britisch Guiana in den Jahren 1840–1844. Im Auftrag Sr. Majestät des Königs von Preussen, ausgeführt von Richard Schomburgk. Vo. **3,** Versuch einer Fauna und Flora von Britisch-Guiana. – Leipzig: 645–661

TRUEB, L. 1974: Systematic relationships of neotropical horned frogs, genus *Hemiphractus* (Anura, Hylidae). – Occ. Pap. Mus. Nat. Hist. Univ. Kansas **29:** 1–60, 18 figs. 6 tables

TSCHUDI, J. J. 1838: Classification der Batrachier, mit Berücksichtigung der fossilen Thiere dieser Abteilung der Reptilien. – Mem. Soc. sc. nat. Neuchâtel **2:** 1–99, 2 pp., 6 pls

VAILLANT, L. 1898: Contribution a l'étude des Emydosauriens. Catalogue raisonné des Jacaretinga et Alligator de la collection du Muséum d'Histoire naturelle Paris. – Nouv. Arch. Mus. d'Hist. nat. Paris **10** (3): 143–211, 2 figs., 13 pls., tables

VANZOLINI, P. E. 1947: Nota nomenclatura sôbre *Leimadophis almada* (Wagler, 1824) (= *Leimadophis almadensis* auct.). – Pap. Av. Zool. **8** (25): 285–286

— — 1949: Contribuiçones ao conhecimento dos lagartos brasileiros da familia Amphisbaenidae Gray, 1825. 3. Sobre *Amphisbaena vermicularis centralis* Amaral, 1935. – An. Paul. Med. Cir. **58:** 105–108

— — 1953a: Sobre a diferenciaçao geográfica de *Gymnodactylus geckoides* (Sauria, Gekkonidae). – Pap. Av. Zool. **9** (14): 225–262, 3 maps, 10 graphs, 2 pl., 12 tables

— — 1953b: Sobre o gênero *Phyllopezus* Peters (Sauria, Gekkonidae). – Pap. Av. Zool. **9** (22): 353–369, 1 fig., 4 graphs, 6 tables

— — 1968a: Lagartos Brasileiros da familia Gekkonidae (Sauria). – Arq. Zool. **17:** 1–84, 9 figs., 8 pls.

— — 1968b: Geography of the South American Gekkonidae (Sauria). – Arq. Zool. **17:** 85–112, 9 maps

— — 1977: An annotated bibliography of the land and fresh-water reptiles of South America (1758–1975). Vol. I (1758–1900). – Sao Paulo: I–IV, 1–186

— — 1978: On South American *Hemidactylus* (Sauria, Gekkonidae). – Pap. Av. Zool. **31** (20): 307–343, 3 graphs, 3 maps, 2 figs., 8 tables

— — 1981a: The scientific and political contexts of the Bavarian Expedition to Brasil. In: J. B. VON SPIX & J. G. WAGLER: Herpetology of Brazil. – SSAR Facs. Repr. in Herp.: IX–XXIX, 2 figs., tables

— — 1981b: A quasi-historical approach to the natural history of the differentiation of reptiles in tropical geographic isolates. – Pap. Av. Zool. **34** (19): 189–204, 2 maps

VANZOLINI, P. E. & A. A. M. RAMOS 1977: A new species of *Colobodactylus,* with notes on the distribution of a group of stranded microteiid lizards (Sauria, Teiidae). – Pap. Av. Zool. **31** (3): 19–47, 3 figs., 4 maps, 3 tables

VANZOLINI, P. E., A. M. M. RAMOS-COSTA & L. J. VITT 1980: Repteis das Caatingas. – Rio de Janeiro: 4pp, 1–161, 102 figs, pls. I–XL

VANZOLINI, P. E. & E. E. WILLIAMS 1981: The vanishing refuge: A mechanism for ecogeographic speciation. – Pap. Av. Zool. **34** (23): 251–260, 6 figs.

WAGLER, J. 1824: Serpentum Brasiliensium species novae ou Histoire Naturelle des espèces nouvelles de serpens, recueillies et observées pendant le voyage dans l'intérieur du Brésil dans les années 1817, 1818, 1819, 1820 exécuté par ordre de Sa Majesté le Roi de Bavière, publiée par Jean de Spix. – Monachii: I–VIII, 1–75, 26 pls.

— — 1827: Gedrängte Bemerkungen zu Herrn Fitzingers Kritik des Spixischen brasilianischen Schlangenwerks und über seine Neue Klassification der Reptilien. – Isis (Oken) **20:** 422–428

— — 1828a: Auszüge aus seinem Systema Amphibiorum. – Isis (Oken) **21:** 740–744, pl. X

— — 1828b: Descriptiones et icones amphibiorum. Part I. Monachii, Stuttgartiae et Tübingae: pls. I–XII, text (unnumbered)

— — 1830a: Descriptiones et icones amphibiorum. Part II. – Monachii, Stuttgartiae et Tübingae: pls. XIII–XXIV, text (unnumbered)

— — 1830b: Natürliches System der Amphibien mit vorangehender Classification der Säugetiere und Vögel. – München, Stuttgart und Tübingen: I–VI, 1–354

— — 1833: Descriptiones et icones amphibiorum. Part III. – Monachii, Stuttgartiae et Tübingae: pls. XXV–XXXVI, text (unnumbered)

WERMUTH, H. 1965: Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Gekkonidae, Pygopodidae, Xantusiidae. – Das Tierreich **80:** I–XXII, 1–246

— — 1969: Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Anguidae, Anniellidae, Xenosauridae. – Das Tierreich **90:** I–XII, 1–46

WERMUTH, H. & R. MERTENS 1961: Schildkröten, Krokodile, Brückenechsen. Jena: I–XXVI, 2pp, 1–422, 270 figs.

— — 1977: Liste der rezenten Amphibien und Reptilien. Testudines, Crocodylia, Rhynchocephalia. – Das Tierreich **100:** I–XXVII, 1–174

WERNER, F. 1898: Ueber einige neue oder seltene Reptilien und Frösche der zoologischen Sammlung des Staates in München. – Sitz. ber. math. phys. Cl. Bayer. Akad. Wiss. zu München **27** (Jg. 1897): 203–220

— — 1917: Versuch einer Synopsis der Schlangenfamilie der Glauconiiden. – Mitt. Zool. Mus. Hamb., 2e Beih. Jahrb., Wiss. Ans. **34:** 191–208

— — 1933: Reptilia. Loricata. – Das Tierreich **62:** I–XIV, 1–40, 33 figs.

WIED-NEUWIED, M. VON 1820: Reise nach Brasilien in den Jahren 1815 bis 1817. Band **I.** – Frankfurt a. Main: I–XXXIV, 1–380

— — 1821: Reise nach Brasilien II. – Frankfurt a. Main: I–XVIII, 1–345

— — 1822–1831: Abbildungen zur Naturgeschichte Brasiliens (Fünfzehn Lieferungen). III Reptilia. – Weimar: 1–59

— — 1825: Beiträge zur Naturgeschichte von Brasilien. I. Band, Verzeichnis der auf einer Reise zwischen dem 13ten und 23sten Grade südlicher Breite im östlichen Brasilien beobachteten Amphibien, Säugetiere und Vögel. – Weimar: I–XXII, 1–612, 3 pls.

WIEGMANN, A. F. A. 1834: Herpetologia Mexicana, seu descriptio Amphibiorum Novae Hispaniae, quae itineribus comitis de Sack, Ferdinandi Deppe et Chr. Guil. Schiede in museum zoologicum Berolinense pervenerunt. Pars prima, Saurorum species amplectens. Adiecto systematis saurorum prodromo additisque multis in hunc Amphibiorum ordinem observationibus. – Berlin: I–VI, 1–54, 10 pls.

— — 1836: Ueber die fußlosen Amphisbänden mit Brustschildern *(Lepidosternon* Wagl.). – Arch. Nat. gesch. **2:** 152–158, pl. III, 4 figs.

WIEST, J. A. 1978: Revision of the neotropical snake genus *Chironius* Fitzinger (Serpentes, Colubridae). – Unpublished thesis, Texas A & M University.

WILLIAMS, E. E. 1954a: A key and description of the living species of the genus *Podocnemis* (sensu Boulenger) (Testudines, Pelomedusidae). – Bull. Mus. Comp. Zool. **111** (8): 279–295, 9 figs.

— — 1954b: New or redescribed Pelomedusid skulls from the Tertiary of Africa and Asia (Testudines, Pelomedusiidae). 2. A Podocnemid skull from the Miocene of Moghara, Egypt. – Breviora **39:** 1–8, 1 fig., 2 pls., 2 tables

— — 1960: Two species of tortoises in northern South America. – Breviora **120:** 1–13, 2 figs., 3 pls.

WILLIAMS, E. E. & P. E. VANZOLINI 1980: Notes and biogeographic comments on anoles from Brasil. – Pap. Av. Zool. **34** (6): 99–108, 1 map, 7 tables

WILSON, L. D. & D. E. HAHN 1973: The Herpetofauna of the Islas de la Bahia, Honduras. – Bull. Florida State Mus. Gainesville, Biol. Sci., **17** (2): 93–150, 3 figs., 4 tables

Author's Address:
Dr. M. S. Hoogmoed,
Rijksmuseum van Natuurlijke Historie,
Herpetol. Dept., Postbus 9517, 2300 RA Leiden, Niederlande
Dr. U. Gruber,
Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1b, 8000 München 19, BRD

GASTRIMARGUS olivaceus. Illig.

Der olivenfarbige Dickbauch. Männchen.

Tab. XXVIII.

SPIXIANA	Supplement 9	417–423	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Der Bestand an Typenmaterial der ornithologischen Aufsammlungen von J. B. v. Spix in der Zoologischen Staatssammlung München

Von **Josef H. Reichholf**

unter Mitarbeit von

Ruth Diesener und Paul Rampelt

Zoologische Staatssammlung München

Abstract

A Inventory of Type Specimens from the Ornithological Collections of J. B. v. Spix in the State Zoological Collection Munich

The present material and taxonomic state of the type specimes of birds collected by J. B. v. Spix during his travels in Brazil is reviewed shortly. The State Zoological Collections of Munich contain a total of 186 specimens designated or loosely used as type specimens formerly, which came from the Brazilean work of J. B. v. Spix. 64 are still valid species. A list containing the former name and the current one is given for the specimens, based on the species lists of Schauensee (1966 & 1970) and Wolters (1975–82).

1. Die Revision von Hellmayr

Die umfangreichen ornithologischen Sammlungen von v. Spix in Brasilien, die während der großen Reise von Spix und Martius (1817–1820) zusammengetragen worden sind, wurden von Hellmayr (1906) einer ausführlichen und gründlichen Revision unterzogen. Diese Revision bildet die im wesentlichen wenig veränderte Grundlage für die heutige Beurteilung der Spix'schen Typen und ihrer Validität. Wie Hellmayr (1906) klar ausführte, war es zu jener Zeit noch sehr schwierig, die Entwicklung der faunistischen Erfassung der Welt selbst in gut bekannten und verhältnismäßig leicht bestimmbaren Tiergruppen, wie den Vögeln, so lückenlos mitzuverfolgen, daß es zu keinen Fehlbeschreibungen bzw. Neubenennungen bereits beschriebener Arten gekommen wäre. Diese Problematik traf für einen wesentlichen Teil der von Spix aufgestellten Typen zu. Sie wurden in die Synonymie verwiesen oder – im Falle von Artstatus – auf Subspezies reduziert, die ebenfalls zum Teil später wieder aufgegeben wurden, als die natürliche Variabilität besser erkannt wurde.

Die Hellmayr'sche Revision vermittelt auch eine Bilanz des in der Zoologischen Staatssammlung in München vorhandenen Spix-Materials an Vögeln. Im Gegensatz zu anderen Tiergruppen ist hier also eine klare Bezugsbasis gegeben. Über die Schwierigkeiten der mangelnden Ortsangaben kann sie jedoch auch nicht hinweghelfen. Das zeigt sich beispielhaft an dem von Arndt (1983) analysierten Fall von *Pyrrhura perlata*, einem von Spix gesammelten und beschriebenen Sittich, dessen beide Typus-Exemplare (♂ und ♀) in der Sammlung vorhanden sind und von Hellmayr (1906) als valide Typen anerkannt wurden. Dieser Zustand hielt sich bis in jüngste Zeit, obwohl niemals mehr ein Exemplar dieses Sittichs in Brasilien gefunden worden ist. Die „Ortsangabe" Wälder am Amazonas war viel zu ungenau, um gezielt nach dieser Art zu suchen, die sich dann, wie Arndt (1983) begründet, als Jungvögel einer anderen *Pyrrhura*-Art herausstellten, die Spix ganz offensichtlich aus menschlicher Obhut und nicht aus der freien Natur erhalten hatte.

2. Die Entwicklung zum „Superspezies-Begriff"

Erst in jüngster Zeit ermöglichten umfangreiche Feldforschungen verläßlichere Angaben über die tatsächliche Verbreitung der Vogelarten in Amazonien und in anderen, wenig zugänglichen Gebieten Südamerikas. Dabei stellte sich heraus, daß der von Mayr (1963) weitschauend entwickelte bzw. begründete „Superspezies"-Begriff gerade in Südamerika mit seiner so außerordentlich reichhaltigen Vogelwelt eine besondere geographische Dimension erreicht. Die Studien von Haffer (1974) zeigen beispielhaft, in welch großem Umfang in Amazonien und in den angrenzenden Landschaften Südamerikas die Arten in umfangreiche parapatrische Komplexe zerfallen, deren taxonomischer Status mit den herkömmlichen deskriptiv-morphologischen Artdiagnosen nicht so ohne weiteres lösbar ist. Die Arten bilden geographisch einander ausschließende, an Flüssen oder anderen Barrieren bis zur Kontaktzone zusammenstoßende Gruppierungen, die sich am besten mit dem Superspezies-Begriff fassen lassen. Zahlreiche „Arten" im herkömmlichen Sinne werden sich daher in naher Zukunft als Glieder von solchen Superspezies-Komplexen herausstellen. Die taxonomische Beurteilung der bislang auf einem typologischen Artbegriff beruhenden „Vogelarten" dürfte daher in naher Zukunft einem nicht unerheblichem Wandel unterworfen sein, der unter Umständen die Spix'schen Typen erneut berücksichtigen muß, um den Status einer Semi- oder Subspezies zu diagnostizieren.

Die nachfolgende Liste soll daher nach einem weiteren Dreivierteljahrhundert dokumentieren, welches Material in den Beständen der Zoologischen Staatssammlung aus den Spix'schen Typen im weiteren Sinne noch vorhanden ist und welcher Art sie gegebenenfalls heute zugeordnet werden.

3. Der Bestand an Spix-Typen

Die Liste enthält den derzeitigen Bestand. Sie bezieht sich auf die Festlegungen von Hellmayr (1906) und benutzt für den gegenwärtigen taxonomischen Status weitestgehend die Zusammenstellung der südamerikanischen Vogelarten durch de Schauensee (1966 und 1970). Wo Abweichungen gegeben waren, wurde ergänzend die Liste von Wolters (1975–1982) hinzugezogen. Die Zahl der heute noch validen Arten ergibt sich daraus. De Schauensee (1966 und 1970) wurde als 2. Bezugsbasis deswegen gewählt, weil dieses Werk insbesondere in Südamerika weit verbreitet ist und von den dortigen Ornithologen als Referenz benutzt wird. Damit dürfte ein brauchbares Maß an Arbeitsfähigkeit gewährleistet sein.

In der Bilanz ergibt sich, daß 64 Arten von Spix heute noch unverändert valide sind. Etwa 22 wurden zu Subspezies zurückgestuft. Bei einer Reihe von „Typen" aus dem Spix'schen Material sind bislang keine exakten Typenfestlegungen vorgenommen worden. Insofern wäre das Spix'sche Typenmaterial formal noch revisionsbedürftig.

Die Zusammenstellung trägt den Charakter einer Bestandsliste. Auf die Angabe der Autorennamen mit Jahr der Beschreibung wird daher verzichtet. Sie geht aus Schauensee (1966) und Wolters (1975–1982) hervor. Bei den Spix'schen Exemplaren findet sie sich in dem Werk: ‚Avium species novae, quas in itinere per Brasiliam annis 1817–1820... collegit et descripsit München 1824 und 1825.'

Typensammlung v. Spix	**heute gültiger Name**
Tinamidae – Steisshühner	
Tinamus medius	*Nothura maculosa*
Tinamus major	*Nothura maculosa*
Tinamus minor	*Nothura minor*
Tinamus boraquira	*Nothura boraquira*
Rhynchotus fasciatus	*Rhynchotus rufescens*
Crypturus parvirostris	*Crypturellus parvirostris*

Pezus zabele	*Crypturellus noctivagus*
Pezus yapura	*Crypturellus undulatus yapura*

Sulidae – Tölpel

Sula brasiliensis	*Sula leucogaster*

Ardeidae – Reiher

Ardea maguari	*Ardea cocoi*

Ciconiidae – Störche

Ciconia jaburu	*Euxenura maguari*

Threskiornithidae – Ibisse

Ibis nudifrons	*Phimosus nudifrons*

Anatidae – Enten

Anser jubatus	*Neochen jubata*

Cathartidae – Neuweltgeier

Cathartes aura	*Coragyps atratus*

Accipitridae – Greife

Aquila picta	*Buteogallus urubitinga*
Bidens rufiventer	*Harpagus bidentatus*
Falco insectivorus	*Buteo magnirostris*
Aquila milvoides	*Busarellus nigricollis*
Bidens cinerascens	*Harpagus diodon*

Falconidae – Falken

Polyborus vulgaris	*Polyborus plancus*
Milvago acrocephalus	*Milvago chimachima*
Gymnops strigilatus	*Milvago chimachima*
Falco plumbeus	*Ictinia plumbea*
Gymnops aterrimus	*Daptrius ater*
Gymnops aquilinus	*Daptrius americanus*

Cracidae – Hokkohühner

Crax tomentosa	*Mitu tomentosus*
Crax globulosa	*Crax globulosa*
Crax blumenbachii (rubrirostris)	*Crax blumenbachii*
Penelope jacquacu	*Penelope jacquacu*
Penelope arauncuan	*Ortalis motmot arauncuan*
Penelope jacucaca	*Penelope jacucaca*
Penelope jacutinga	*Pipile jacutinga*
Penelope jacupeba	*Penelope marail jacupeba*
Ortalis guttata	*Ortalis guttata*
Crax urumutum	*Nothocrax urumutum*
Penelope guttata	*Ortalis motmot*

Phasianidae – Hühnervögel

Perdix capueira	*Odontophorus capueira*
Perdix rufina	*Odontophorus gujanensis*

Aramidae – Rallenkraniche

Rallus ardeoides	*Aramus guarauna*

Psophiidae – Trompetervögel

Psophia leucoptera	*Psophia leucoptera*
Psophia viridis	*Psophia viridis*

Rallidae – Rallen

Gallinula caesia	*Rallus nigricans*
Gallinula ruficeps	*Aramides cajanea*
Gallinula gigas	*Aramides ypecaha*
Gallinula mangle	*Aramides mangle*
Gallinula saracura	*Aramides saracura*

Laridae – Möwen

Sterna magnirostris	*Phaetusa simplex*

Rhynchopidae – Scherenschnäbel

Rhynchops brevirostris	*Rhynchops nigra*
Rhynchops cinerascens	*Rhynchops nigra*

Columbidae – Tauben

Columbina griseola	*Columbina passerina griseola*
Columbina strepitans	*Columbina picui strepitans*

Caprimulgidae – Nachtschwalben

Caprimulgus rupestris	*Chordeiles rupestris*

Nyctibiidae – Tagschläfer

Caprimulgus longicaudatus	*Nytibius aethereus longicaudatus*

Trogonidae – Trogons

Trogon sulphureus	*Trogon rufus sulphureus*
Trogon variegatus	*Trogon curucui variegatus*
Trogon pavoninus	*Pharomachrus pavoninus*
Trogon aurantius	*Trogonurus surrucura*

Trochilidae – Kolibris

Colibri mystax	*Lophornis chalybea*
Colibri helios	*Lophornis magnifica*

Galbulidae – Glanzvögel

Galbula albogularis	*Brachygalba salmoni*
Galbula tombacea	*Galbula tombacea*

Bucconidae – Faulvögel

Cyphos macrodactylus	*Bucco marcrodactylus*
Bucco rufus	*Malacoptila rufa*
Bucco nigrifrons	*Monasa nigrifrons*
Bucco rubecula	*Nonnula rubecula*

Psittacidae – Papageien

Arara hyacinthinus	*Cyanopsitta spixii*
Aratinga cyanogularis	*Pyrrhura cruentata*
Aratinga fasciatus	*Pyrrhura frontalis fasciata*
Aratinga chrysocephalus	*Aratinga solstitialis aurifrons*
Aratinga flaviventer	*Aratinga aurea*
Aratinga caixana	*Aratinga cactorum*
Aratinga perlata	*Pyrrhura frontalis perlata*
Aratinga acutirostris	*Brotogeris tirica*
Aratinga perlatus	*Pyrrhura rhodogaster (?)*
Aratinga carolinae augustae	*Aratinga guarouba*
Psittacus malachitaceus	*Triclaria malachitacea*
Aratinga melanurus	*Pyrrhura melanura*
Psittaceus maitaca	*Pionopsitta pileata*

Aratinga haemorrhous	*Aratinga acuticauda haemorrhous*
Anodorhynchus maximiliani	*Anodorhynchus hyacinthinus*
Psittacus flavirostris	*Pionus maximiliani*
Arara purpureo-dorsalis	*Ara maracana*
Arara macrognathos	*Ara nobilis*
Aratinga ninus	*Pyrrhura leucotis*
Aratinga guianensis	*Aratinga leucophthalmus*
Psittaculus passerinus	*Forpus passerinus*
Psittaculus tui	*Brotogeris sanctithomae*
Psittacus aestivus	*Amazona aestiva*

Cuculidae – Kuckucke

Macropus caixana	*Piaya melanogaster*
Macropus phasianellus	*Dromococcyx phasianellus*

Strigidae – Eulen

Strix longirostris	*Rhinoptynx clamator*
Strix crucigera	*Otus choliba crucigerus*
Strix undulata	*Otus choliba decussata*

Picidae – Spechte

Picus guttatus	*Chrysoptilus punctigula guttatus*
Picus macrocephalus	*Piculus chrysochloros*
Picus maculifrons	*Veniliornis maculifrons*
Picus ruficeps	*Veniliornis affinis ruficeps*
Picus ochraceus	*Celeus flavescens ochraceus*
Picus flavicans	*Celeus flavus*
Picus flavifrons	*Melanerpes flavifrons*
Picus rubrifrons	*Melanerpes rubrifrons*
Picus icterocephalus	*Piculus flavigula erythropis*
Picus icterocephalus	*Piculus flavigula magnus*
Picus campestris	*Colaptes campestris*
Picus jumana	*Celeus elegans*
Picus lineatus	*Dryocopus lineatus*
Picus dominicanus	*Leuconerpes candidus*

Dendrocolaptidae – Baumsteiger

Dendrocolaptes ocellatus	*Xiphorhynchus ocellatus*
Dendrocolaptes platyrostris	*Dendrocolaptes platyrostris*

Furnariidae – Töpfervögel

Philydor ruficollis	*Philydor rufus*
Figulus albogularis	*Furnarius rufus*
Anabetes striatus	*Thripophaga macroura*
Sphenura subulata	*Hyloctistes subulatus*
Anabetes cristatus	*Pseudoseisura cristata*
Thamnophilus strigilatus	*Ancistrops strigilatus*
Philydor albogularis	*Automolus leucophthalmus*
Anabates rufifrons	*Phacellodomus rufifrons*

Formicariidae – Ameisenvögel

Thamnophilus albonotatus	*Thamnophilus coerulescens*
Thamnophilus albiventer	*Thamnophilus punctatus*
Myothera leuconota	*Pyriglena leuconota*
Thamnophilus melanoceps	*Myrmezica melanoceps*
Myothera ruficeps	*Formicarius colma ruficeps*
Thamnophilus radiatus	*Thamnophilus doliatus*

Thamnophilus guttatus	*Hypoedaleus guttatus*
Thamnophilus griseus	*Formicivora grisea*
Thamnophilus griseus	*Formicivora rufa*
Thamnophilus melanogaster	*Myrmotherula axillaris*

Cotingidae – Schmuckvögel

Casmorhynchus ecarunculatus	*Procnias nudicollis*
Phoenicircus carnifex	*Phoenicircus nigricollis*
Muscicapa cinerea	*Attila rufus*
Muscicapa thamnophiloides	*Attila cinnamomeus*
Pachyrhynchus cayanus	*Tityra cayana*
Pachyrhynchus semifasciatus	*Tityra semifasciata*

Pipridae – Schnurrvögel

Pipra coronata	*Pipra coronata*
Pipra filicauda	*Teleonema filicauda*
Pipra caudata	*Chiroxiphia caudata*

Tyrannidae – Tyrannen

Platyrhynchus xanthopygus	*Myobius barbatus*
Platyrhynchus sulphurescens	*Tolmomyias sulphurescens*
Platyrhynchus sulphurescens	*Rhynchocyclus olivaceus*
Platyrhynchus ruficauda	*Ramphotrigon ruficauda*
Todus melanocephalus	*Todirostrum cinereum*
Platyrhynchus flaviventer	*Capsiempis flaveola*
Muscicapa nivea	*Xolmis irupero nivea*
Platyrhynchus filicauda	*Colonia colonus*
Muscicapa galeata	*Knipolegus lophotes*
Muscicapa longicauda	*Gubernetes yetapa*
Muscicapa mystacea	*Fluvicola nengeta*
Muscicapa albiventer	*Fluvicola pica*
Muscicapa dominicana	*Arundinicola leucocephala*
Muscicapa joazeiro	*Machetornis rixosus*
Muscicapa furcata	*Tyrannus melancholicus*
Muscicapa rufina	*Empidonomus varius*
Muscicapa similis	*Myiozetetes similis*
Muscicapa sulphurea	*Tyrannopsis sulphurea*
Pipra elata	*Tyrannulus elatus*
Platyrhynchus paganus	*Elaenia flavogaster*
Platyrhynchus sulfurescens	*Tolmomyias sulphurescens*
Muscicapa polyglotta	*Xolmis irupero nivea*
Dendrocolaptes decumanus	*Xiphocolaptes albicollis*
Dendrocolaptes falcirostris	*Xiphocolaptes falcirostris*

Troglodytidae – Zaunkönige

Myothera coraya	*Thryothorus genibarbis*

Icteridae – Stärlinge

Icterus minor	*Molothrus bonariensis*
Icterus fringillarius	*Molothrus badius fringillarius*
Icterus tanagrinus	*Lampropsar tanagrinus*
Icterus sulcirostris	*Gnoriompsar chopi sulcirostris*

Thraupidae – Ammertangaren

Tanagra viridis	*Orthogonys chloricterus*
Tanagra brunnea	*Tachyphonus cristatus brunneus*
Tanagra rufiventer	*Tachyphonus rufiventer*

Tanagra penicillata	*Eucometis penicillata*
Tanagra rubricollis	*Sericossypha loricata*
Tanagra schrankii	*Tanagra schrankii*
Tanagra saira	*Piranga flava saira*
Tanagra coelesti	*Thraupis episcopus coelestis*
Tanagra coelestis	*Thraupis episcopus episcopus*
Tanagra archiepiscopus	*Thraupis ornata*

Parulidae – Waldsänger

Muscicapa fulvicauda	*Basileuterus rivularis* *(Phaeothlypis fulvicauda)* nach WOLTERS 1975–1982)

Fringillidae – Finken

Loxia albogularis	*Sporophila albogularis*
Fringilla campestris	*Spinus magellanicus*
Tanagra superciliaris	*Saltator coerulescens*
Tanagra atricollis	*Saltator atricollis*
Tanagra ruficollis	*Zonotrichia capensis*
Loxia nasuta	*Oryzoborus angolensis torridus*
Loxia leucopterygia	*Sporophila americana*
Loxia ignobilis	*Sporophila nigricollis*
Loxia brevirostris	*Sporophila bouvreuil*
Fringilla brasiliensis	*Sicalis flaveola holti*

Zusammenfassung

In den Beständen der Zoologischen Staatssammlung München befinden sich noch 186 „Typen-Exemplare" von Vögeln aus den Ergebnissen der Reise von SPIX & MARTIUS nach Brasilien. HELLMAYR (1906) hat das Material gründlich revidiert und die wesentlichen Punkte der Zuordnung der Taxa geklärt. Nach der heutigen Klassifizierung südamerikanischer Vögel (SCHAUENSEE 1966 und 1970, WOLTERS 1975–1982) gelten noch 64 Spix-Typen als valide Arten. Etwa 22 wurden in den Status von Unterarten zurückgestuft; die übrigen synonymisiert. Die Belegexemplare des SPIX'schen Typenmaterials, das fast ohne Verluste bis heute erhalten geblieben ist, bilden zusammen mit dem übrigen ornithologischen Material von v. SPIX einen bedeutenden Bestandteil der Vogelsammlung der Zoologischen Staatssammlung München.

Literatur

ARNDT, T. 1983: Neue Erkenntnisse über den Artstatus des Blausteißsittichs *Pyrrhura perlata perlata* SPIX 1824. – Spixiana, Suppl. **9:** 425–428

HAFFER, J. 1974: Avian speciation in tropical South America. – Publ. Nuttall Orn. Club **14:** 1–390

HELLMAYR, C. E. 1906: Revision der Spix'schen Typen brasilianischer Vögel. – Abh. K. Bayer. Akad. Wiss. II. Kl. **22:** 562–726

MAYR, E. 1963: Animal species and evolution. – Belknap Press of Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

SCHAUENSEE, R. M. DE 1966: The species of birds of South America. – Livingston Publ. Narberth, Pa.

— — 1970: A guide to the birds of South America. – Oliver & Boyd, Edinburgh.

WOLTERS, H. E. 1975–1982: Die Vogelarten der Erde. – Parey, Hamburg.

Anschrift des Verfassers:
Dr. Josef H. Reichholf, Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1B, 8000 München 19

SPIXIANA	Supplement 9	425–428	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Neue Erkenntnisse über den Artstatus des Blausteißsittich Pyrrhura perlata perlata Spix, 1824

Von **Thomas Arndt**

Abstract

New Results Concerning the Validity of the Species Rank of the Pearly Conure Pyrrhura perlata perlata Spix, 1824

From the Pearly Conure nominate subspecies *Pyrrhura perlata perlata* only the type specimens are known. This subspecies never has been found in the wild (Brazil). A thorough examination of the type specimens and a comparison with the other subspecies and the closely related Crimson-bellied Conure *Pyrrhura rhodogaster* revealed that the Spix type specimens are juveniles of the Crimson-bellied Conure. The specimens found by Spix are depicted in fig. 1.

In der Zoologischen Staatssammlung München befinden sich nach wie vor die beiden Exemplare, nach denen die Art und die Nominatrasse von *Pyrrhura perlata perlata* Spix, 1824 benannt worden sind. Sie tragen die Aufschrift: „*Conurus lepidus* Ill. – *perlatus* Sp Brasilien ♀/♂ Spix" und den Hinweis auf die Herkunft „In sylvis flum. Amazonum" Spix coll.

Die beschnittenen Schwingen zeigen, daß die beiden Vögel aus Gefangenschaft stammen und nicht direkt im Freiland gesammelt worden waren. In den Av. Bras. I (1824) p. 35 werden sie als *Aratinga perlata* Spix geführt. Schon Hellmayr (1906) stellt in seiner Revision der Spix'schen Typen fest, daß es sich dabei um Jungvögel handelt.

In den mehr als 150 Jahren, die seit der Entdeckung dieser kleinen Sittiche vergangen sind, wurde nichts mehr über sie bekannt. Die Handbücher (Forshaw & Cooper 1973) bringen deshalb auch keine Angaben oder leiten sie von den drei anderen Unterarten *(P. p. lepida, P. p. coerulescens* und *P. p. anerythra)* ab, über deren Vorkommen und Lebensweise einige Daten verfügbar sind.

Bei der Untersuchung der beiden Typen-Bälge von *Pyrrhura perlata perlata* in der Zoologischen Staatssammlung im Dezember 1981 fiel mir auf, daß sie zwar den anderen Subspezies stark ähneln, daß aber das Unterscheidungsmerkmal die grüngelbe Färbung im Wangenbereich darstellt. Diese Wangenfärbung war mir bisher nur vom Rotbauchsittich *Pyrrhura rhodogaster* geläufig. Beim direkten Vergleich zeigte sich, wie stark sich die beiden tatsächlich auch in anderen Merkmalen ähnlich sehen. Die einzige auffällige Diskrepanz bildet die karmesinrote Bauchgefiederfärbung. Damit tauchte die Vermutung auf, daß es sich bei *Pyrrhura perlata perlata* um das Jugendkleid von *Pyrrhura rhodogaster* Sclater, 1864 handeln könne. Weitere Nachforschungen ergaben einerseits, daß bislang in der wissenschaftlichen Literatur noch keine Jugendgefiederbeschreibung von *P. rhodogaster* bekannt war (Forshaw & Cooper 1973), und daß solche in der praktischen Züchterliteratur existierte. So vermerkt R. Low (1980): "Immature birds are undescribed. It is of particular interest to record that the young bred at Chester Zoo in 1976 lacked the red breast but those reared in the following year exactly resembled the adults, exept in having the area of skin surrounding the eye dark – not white."

Eine weitere Nachfrage bei der holländischen Züchterin J. L. Spenkelink van Schaik, Venlo, ergab, daß ihren Jungvögeln von *P. rhodogaster* ebenfalls das Rot am Bauch fehlt. Zusätzlich überließ mir

Tabelle 1	*P. rhodogaster* (SCLATER, 1870)	*P. p. perlata* (SPIX, 1824)	*P. p. lepida* (WAGLER, 1832)	*P. p. coerulescens* (NEUMANN, 1927)
Stirn	schmaler rotbrauner Streifen über der Wachshaut, dann blau	schmaler rotbrauner Streifen über der Wachshaut, dann blau	vorderseits stark dunkelbraun, dann dunkelbraun, der schmale rotbraune Streifen über der Wachshaut ist schwach angedeutet, ebenso das Blau.	vorderseits stark dunkelbraun, dann dunkelbraun
Scheitel und Hinterkopf	dunkelbraun, jede Feder weißlichbraun gesäumt	mattdunkelbraun, jede Feder weißlichbraun gesäumt	dunkelbraun, jede Feder ab dem hinteren Teil des Scheitels weißlichbraun gesäumt	mattdunkelbraun, jede Feder ab dem hinteren Teil des Scheitels weißlichbraun gesäumt
Ohrdecken	mattbräunlich	mattbräunlich	mattbräunlichweiß	mattbräunlich
Nackenband	variables blaues Nackenband	bläuliches Nackenband vorhanden, aber schwach ausgeprägt	variables blaues Nackenband vorhanden	deutliches blaues Nackenband vorhanden
Hals und Oberbrust	dunkelbraun, jede Feder breit weißbräunlich gesäumt	mattdunkelbraun, jede Feder breit weißbräunlich gesäumt	dunkelbraun, jede Feder weißbräunlich gesäumt	Halsfedern dunkelbraun, Oberbrust blau, jede Feder ist schmal weißbräunlich gesäumt
Unterbrust und Bauch	rot	grün, an einigen Stellen mit Blau durchsetzt, einzelne Federn mit rötlicher Zeichnung	grün, meist stark mit Blau auf der Unterbrust verwaschen, Bauch variabel mit Rot gezeichnet	grün
Flanken	obere Teile rötlich, untere Teile blau	obere Teile rötlich, untere Teile blau	grünblau	grün
Unterflügeldecken und Flügelbug	rot	rot	rot	rot
Oberflügeldecken	variabel blau, mit Grün durchsetzt	grün-bläulich	grün	grün
Handdecken und Außenfahnen der Handschwingen	blau	blau	blau	blau
Schenkel und Unterschwanzdecken	blau	blau	grünblau	variabel grün, mit Blau verwaschen
Schwanz	oberseits dunkelbraunrot mit grüner Basis, unterseits grau	oberseits dunkelbraunrot Basis nicht zu erkennen, unterseits grau	oberseits braunrot, an der Basis oliv Unterseite dunkelbraunrötlich, an den Innenfahnen	oberseits braunrot, an der Basis oliv, Unterseite rötlichbraun an den Innenfahnen

Frau Spenkelink van Schaik freundlicherweise Abbildungen, die deutlich zeigen, wie sehr die Jungen dem Typ von *P. p. perlata* entsprechen. Weiterhin berichtete mir die Züchterin, daß die jungen *P. rhodogaster* im Jugendkleid leicht variieren, was die kleineren Differenzen in der Gefiederfärbung bei den Spix'schen Typen erklären würde.

Eine weitere Anfrage bei dem schweizer Züchter K. Mathys, Feldmeilen, unterstützte ebenfalls meine Vermutung. Er hatte seine *P. rhodogaster* als unausgefärbte Jungtiere mit grünem Bauch erhalten, wie er mir berichtete.

Für die freundliche Unterstützung beider Züchter möchte ich mich hier recht herzlich bedanken.

Bei einem Vergleich der einzelnen Formen untereinander müssen die Maße der Flügellängen etc. unberücksichtigt bleiben, da es sich bei den Typen von *P. p. perlata,* und um diese Form geht es hier in erster Linie, um noch nicht voll entwickelte Jungtiere handelt, deren Handschwingen beschnitten sind. Auf diesen Umstand wies schon Hellmayr (1906) hin, als er *perlata* mit *lepida* verglich: „Diese vier Vögel *(lepida!)* haben bedeutend längere Schwänze, doch ist hierauf kein Gewicht zu legen, da letzterer bei den Typen unvollständig, bzw. stark abgenutzt ist."

Für einen Vergleich kommt ebenfalls erschwerend hinzu, daß es sich bei den Typen um fast 160 Jahre alte Bälge handelt, die heute in einem sehr schlechten Zustand sind. So muß vermutlich auch berücksichtigt werden, daß die leicht blasse Färbung durch die Alterseinwirkung zustande kam. Tabelle 1 zeigt die Gemeinsamkeiten und Unterschiede der vier Taxa, *P. rhodogaster* und die *P. perlata*-Subspezies *perlata, lepida* und *coerulescens.* Die Subspezies *P. perlata anerythra* konnte nicht mit aufgenommen werden, da hierzu Vergleichsmaterial fehlte. Aus diesen Befunden ergibt sich wohl zweifelsfrei, daß der Blausteißsittich *Pyrrhura perlata* in der Nominatrasse *perlata* keine eigene Art darstellt, sondern dem Rotbauchsittich *Pyrrhura rhodogaster* zuzurechnen ist, dessen Jugendkleid die Spix'schen Typenexemplare repräsentieren. Da weitere Erkenntnisse zu den Kleidern und zur Verbreitung der anderen Unterarten von *Pyrrhura perlata/rhodogaster* aus dem Vergleich von Tabelle 1 und neueren Befunden zur Biologie dieser Arten/Unterarten vorliegen (Roth im Druck), wird eine weitergehende systematische Revision dieser komplexen Gruppe notwendig, deren Ergebnis hier noch nicht vorweggenommen werden kann.

Zusammenfassung

Der Blausteißsittich *Pyrrhura perlata perlata* ist nur von den Spix'schen Typen bekannt, aber im Freiland (Brasilien) nie mehr gefunden worden. Eine genaue Überprüfung der Typus-Exemplare und der Vergleich mit den anderen Unterarten bzw. dem Rotbauchsittich *pyrrhura rhodogaster* ergab, daß es sich bei *P. p. perlata* um Jungvögel von *P. rhodogaster* handelt. Sie sind in der Abb. 1 dargestellt.

Literatur

Forshaw, J. M. & W. T. Cooper 1973: Parrots of the world. – 2nd ed. David & Charles, Newton Abbot.

Hellmayr, C. E. 1906: Revision der Spix'schen Typen brasilianischer Vögel. – Abh. K. Bayer. Akad. Wiss. II. Kl. **22:** 562–726

Low, R. 1980: Parrots, their care and breeding. – Poole, Dorset.

Roth, P. (im Druck): Freilandbeobachtungen an Rotbauchsittichen *Pyrrhura rhodogaster.* – Verh. orn. Ges. Bayern **24.**

Anschrift des Verfassers:
Thomas Arndt, Max-Reger-Str. 10,
7518 Bretten-Gölshausen

SPIXIANA	Supplement 9	429–441	München, 15. Dezember 1983	ISSN 0343-5512

Die von J. B. von Spix beschriebenen neotropischen Primaten und Chiropteren. Verzeichnis der in der Zoologischen Staatssammlung München aufbewahrten Typusexemplare.

Von **Richard Kraft**
Zoologische Staatsammlung München

Abstract

List of the original SPIX type specimens of neotropical primates and bats (Mammalia: Primates, Chiroptera) at the Zoologische Staatssammlung München

The present list records all the type specimens of neotropical primates and bats described by SPIX (1823) and preserved in the collection of the Zoologische Staatssammlung München. With the exception of the type of *Pithecia capillamentosa*, all specimens were collected by SPIX during his journey in Brazil from 1817 to 1820.

The species are listed up alphabetically within the currently recognized families and genera, to which they belong. The first name given for each species is that used by SPIX in the original description, the second name – preceded by the sign of equality – is the current name with reference to the author, who treated both names as synonyms.

The type locality is recorded in quotation marks as indicated in the original description, followed by the account of type specimens; each specimen account consists of catalogue number, sex, age, method of preservation (B = skin, S = skull, Sk. = skeleton, mont. Stpr. = mounted specimen), description of condition and inscription of the labels (in quotation marks) attached to the specimens.

Das SPIXsche Säugetierwerk

In seinem Säugetierwerk „Simiarum et vespertilionum brasiliensum species novae ou histoire naturelle des espèces nouvelles de singes et de chauves-souris" (München, 1823; 68 Textseiten, lateinisch und französisch, 36 Farbtafeln, 2 uncolorierte Tafeln mit Schädelabbildungen) beschreibt J. B. VON SPIX 34 Arten neotropischer Primaten (Fam. Cebidae und Callithrichidae; Platyrrhina) und 15 neotropische Chiropterenarten (Fam. Emballonuridae, Noctilionidae, Phyllostomidae, Desmodontidae, Thyropteridae, Molossidae; Microchiroptera). Die seinen Beschreibungen zugrunde liegenden Originalexemplare hatte er auf seiner Brasilienreise in den Jahren 1817–1820 gesammelt, lediglich das einzige Originalexemplar zu *Pithecia capillamentosa* Spix = *Pithecia monachus capillamentosa* Spix (Cebidae; Platyrrhina; Primates) stammt nicht von dieser Reise, sondern befand sich schon im Jahr 1816 in der Münchner Naturaliensammlung.

Von den 34 beschriebenen Primatenarten waren 9 für die Wissenschaft als Arten neu, mindestens 22 waren schon vorher unter anderen Artnamen beschrieben worden, die meisten davon von A. VON HUMBOLDT (1811, 1812) und E. GEOFFROY SAINT-HILLAIRE (1812). Nach neuerer Kenntnis der Taxonomie (s. insbesondere die Synonymlisten bei CABRERA, 1958) kann 7 dieser 22 von SPIX beschriebenen Synonyme auf subspeziellem Niveau taxonomische Gültigkeit eingeräumt werden, so daß man nun SPIX 16 neue Arten bzw. Unterarten brasilianischer Primaten zuordnen kann.

Bei 2 Arten *(Callithrix gigot* und *Gastrimargus infumatus*; Cebidae) bestehen widersprüchliche Angaben zur Gültigkeit der Spixschen Artennamen (s. an entsprechender Stelle des Typenverzeichnisses), eine Form *(Midas oedipus (varietas)* Spix = *Saguinus oedipus geoffroyi* Pucheran, 1845) wurde von Spix richtig als Unterart von *Saguinus oedipus* (Linnaeus) erkannt, da die Bezeichnung „varietas" nicht als Festlegung einer Unterart genügt, besteht keine Priorität gegenüber Pucheran, 1845.

Von den heute gültigen Primatengattungen hat Spix die Gattung *Brachyteles* eingeführt (einzige Art: *Brachyteles arachnoides* (Geoffroy, 1806); Cebidae).

Von den 15 beschriebenen Fledermausarten waren 5 als Arten und 1 als Unterart neu, die von Spix eingeführten Gattungen *Diphylla* (einzige Art: *Diphylla ecaudata* Spix; Desmodontidae) und *Thyroptera* (Typusart: *Thyroptera tricolor* Spix; Thyropteridae) haben bis heute taxonomische Gültigkeit.

Die Typusexemplare

Die meisten Originalexemplare der von Spix beschriebenen Arten befinden sich in der Zoologischen Staatssammlung München, einige weitere im Zoologischen Museum der Humboldt-Universität zu Berlin und im Rijksmuseum van Natuurlijke Historie, Leiden (s. Jentink 1888, Elliot 1913, Carter und Dolan 1978).

Bei den in München aufbewahrten Primaten handelt es sich um Stopfpräparate, die auf Brettern oder Ästen montiert sind. Die Fledermäuse hat Spix, wie er selbst schreibt, getrocknet (d. h. ohne Präparation, Schädel und Skelett im Tier belassen) oder in Alkohol nach Europa gebracht. Die Mehrzahl davon wurde – vermutlich in späterer Zeit – zu Bälgen verarbeitet, wobei der Schädel meist im Tier belassen wurde.

In einigen wenigen Fällen, auf die im Typenverzeichnis verwiesen wird, stimmt die Körperhaltung des präparierten Typusexemplares auffällig mit der Abbildung im Original überein, so daß man annehmen kann, daß das betreffende Präparat als Vorbild für die Abbildung gedient hat. Ansonsten ist die Angabe auf den Etiketten die einzige verläßliche Quelle über die Originalität des als Typus bezeichneten Präparates, da Spix – wie zur damaligen Zeit üblich – keine ausgewählten Typusexemplare, sondern die Art als solche beschrieben hat.

Soweit von einer Art zwei oder mehr Exemplare vorhanden sind, ist jeweils eines davon auf dem Etikett als Typus gekennzeichnet, die restlichen als „Co-Typen". Cotypen sind nach dem offiziellen Typusverfahren nicht als Paratypen anzusehen, so daß in solchen Fällen alle Exemplare als gleichwertige Syntypen anzusehen sind. Soweit nur ein Exemplar einer Art vorliegt, kann auch dieses nicht mit letztlicher Sicherheit als Holotypus bezeichnet werden, da möglicherweise Co- bzw. Syntypen verlorengegangen sind oder sich in anderen Sammlungen befinden.

Die im nachfolgenden Typenverzeichnis angegebenen Inventarnummern sind alle mit Bleistift und in derselben Handschrift auf die Etiketten geschrieben, außerdem existiert eine Kartei mit derselben Numerierung. Wann und von wem diese Numerierung vorgenommen wurde, ließ sich nicht feststellen.

Verzeichnis der Typusexemplare

Erläuterungen zum Typenverzeichnis:

Im nachfolgenden Verzeichnis werden die von Spix beschriebenen Arten entsprechend ihrer Zugehörigkeit zu heute gültigen Gattungen und Familien geordnet. Die Reihenfolge der Familien und Gattungen entspricht der in säugetierkundlichen Werken üblichen (z. B. Walker 1975, Cabrera 1958).

Innerhalb einer validen Gattung werden die dazu gehörigen Spix'schen Arten in alphabetischer Reihenfolge aufgeführt. Hinter dem von Spix verwendeten Artnamen stehen in Klammern Seitenzahl und

Abbildungsnummer der Originalbeschreibung, darunter der heute gültige Gattungs- und Artname mit Hinweis auf den Autoren, der die Synonymisierung vorgenommen hat.

Es folgt die Angabe des locus typicus, wobei der in Klammern stehende Teil eine möglichst wörtliche Übersetzung der lateinischen Originalangabe ist.

Danach werden die Typusexemplare mit ihrer jeweiligen Inventarnummer aufgezählt und ihr Zustand beschrieben.

Bei den Chiropteren werden die Etiketteninschriften (in Anführungszeichen) angegeben, da diese taxonomische Angaben enthalten, die sowohl hinsichtlich der Geschichte der betreffenden Art von Interesse sein dürften, als auch bei der späteren Wiederfindung des jeweiligen Stückes dienlich sein könnten. Ein Schrägstrich innerhalb einer Etiketteninschrift bedeutet eine neue Zeile auf dem Etikett an dieser Stelle.

Die Primaten sind alle einheitlich mit roten Typenetiketten versehen, auf denen handschriftlich der Artname wie im Original, der Titel des Spix'schen Säugetierwerkes und die betreffende Seitenzahl und Abbildungsnummer eingetragen ist. Auf eine Wiedergabe im einzelnen kann deshalb verzichtet werden. Nur in solchen Fällen, in denen zusätzliche Etiketten angebracht sind, die Hinweise auf spätere taxonomische Bearbeitungen oder Beschreibungen des betreffenden Stückes enthalten, wird deren Wortlaut angegeben.

Abkürzungen:

B = Balg, S = Schädel, Sk = Skelett, mont. Stpr. = montiertes Stopfpräparat, Etk. = Etikett

Ordnung Primaten
Unterordnung Platyrrhina
Fam. Cebidae
Genus *Aotus* Illiger

Nyctipithecus felinus (S. 24, Taf. 18)
= *Aotus trivirgatus trivirgatus* (Humboldt, 1812): Cabrera 1958, S. 135

„Umgebung von Pará", (= Belém), Staat Pará, Brasilien

16: weibl., ad., mont. Stpr., S entfernt.

1823/4: S, vermutlich zu Nr. 16 gehörig. Aufschrift: „1823-4/*felinus*/Spix". Rotes Typenetk. und weißes Etk.: „*Nyctip. felinus*/Spix. Type"

Nyctipithecus vociferans (S. 25, Taf. 19)
= *Aotus trivirgatus vociferans* (Spix, 1823): Cabrera 1958, S. 136

„In den Wäldern (bei) Tabatinga, an der Grenze Brasiliens nach Peru", Staat Amazonas, Brasilien

2: weibl., ad., mont. Stpr., S entfernt. Stark beschädigt: Gesicht und Unterseite kahl, Farben gebleicht, Haut mit Rissen.

1823/5: S, vermutlich zu Nr. 2 gehörig. Aufschrift: „1823-5/*vociferans*/Type". Rotes Typenetk., grünes Etk.: „*Nyctipithecus*/*vociferans*/Type Spix" und weiteres grünes Etk. mit gleichlautender Aufschr. und Angabe des locus typicus.

Genus *Callicebus* Thomas

Callithrix amicta (S. 19, Taf. 13)
= *Callicebus torquatus amictus* (Geoffroy, 1812): Cabrera 1958, S. 143

Kein Typusexemplar vorhanden

Callithrix cinerascens (S. 20, Taf. 14)
= *Callicebus cinerascens* (Spix, 1823): CABRERA 1958, S. 137

„In den Wäldern am Ufer des Rio Putumayo oder Rio Icá, nahe der peruanischen Grenze", Staat Amazonas, Brasilien

3: ad., mont. Stpr., S entfernt. Leicht gebleicht.
1821/1: S, beschädigt (Occiput fehlt). Vermutlich zu Nr. 3 gehörig. Aufschrift: „1821-1/*cinerascens*". Rotes Typenetk. und weißes Etk.: „*Call cinerascens* /Type Spix"

Callithrix cuprea (S. 23, Taf. 17)
= *Callicebus cupreus cupreus* (Spix, 1823): CABRERA 1958, S. 138

„In den Wäldern Solimoes nahe Peru", Staat Amazonas, Brasilien

24: ad., mont. Stpr. o. S. Unterseite und Oberschenkel kahl.
10: weibl., ad., mont. Stpr., S im Tier. Kopf und Hals teilweise kahl.
89a: männl., ad., mont. Stpr. o. S.
89b: ad., mont. Stpr. o. S, auf selbem Brett befestigt wie Nr. 89a. Kopf teilweise kahl, linker Oberarm beschädigt.

Callithrix gigot (S. 22, Taf. 16)
= *Callicebus melanochir* (Kuhl, 1820): CABRERA 1958, S. 139, oder *Callicebus gigot* (Spix, 1823): CHIARELLI 1972, S. 147

„In den Wäldern an der Küste von Bahia", Staat Bahia, Brasilien

26: weibl., ad., mont. Stpr. o. S.

Callithrix nigrifrons (S. 21, Taf. 15)
= *Callicebus nigrifrons* (Spix, 1823): CABRERA 1958, S. 141

„In der Provinz Minas Gerais am Rio das Oncas", Brasilien

88: ad., mont. Stpr. o. S.

Callithrix personata (S. 18, Taf. 12)
= *Callicebus personatus brunello* Thomas, 1913: CABRERA 1958, S. 142

„Provinz Rio de Janeiro", Brasilien

1823/6: S, leicht beschädigt (Foramen magnum erweitert). Aufschr.: „1823-6/*Callicebus personatus* (E. Geoffroy, 1812)/Coll. Spix/*personata* /Spix". Weißes Etk.: „*Call personata* /Mus Monac Spix"

Genus *Pithecia* Desmarest

Pithecia capillamentosa (S. 16, Taf. 11)
= *Pithecia monachus cappillamentosa* Spix, 1823: CABRERA 1958, S. 148

Ohne Fundortangabe, locus typicus nach CABRERA (1958, S. 148): Cayenne, Franz. Guayana

1: juv., mont. Stpr., S im Tier. Körperhaltung entspricht der Originalabbildung. Dieses Exemplar wurde nicht von Spix gesammelt, sondern befand sich bereits im Jahr 1816 in der Münchner Sammlung (s. WAGNER 1833, S. 993 und ELLIOT 1913, S. 291).

Pithecia hirsuta (S. 14, Taf. 9)
= *Pithecia monachus monachus* (Geoffroy, 1812): CABRERA 1958, S. 148

„In den Wäldern zwischen Rio Solimoes und Rio Negro", Staat Amazonas, Brasilien

19: ad., mont. Stpr., S im Tier. Unterseite kahl, Kopfbehaarung nicht vollständig.
14: juv., mont. Stpr. o. S. Brust, Kopf und Schwanz teilweise kahl, einige Finger fehlen.
15: ad., mont. Stpr. o. S. Unterseite kahl.

Typusexemplare nach SPIX, 1823. Oben links: ZSM 7: *Midas bicolor*, oben Mitte: ZSM 1: *Pithecia capillamentosa*, oben rechts: ZSM 29: *Midas mystax*, unten links: ZSM 21: *Midas nigricollis*, unten rechts: ZSM 23: *Cebus macrocephalus*.

(Aufn.: Frl. M. Müller, Zoologische Staatssammlung, München.)

Pithecia inusta (S. 15, Taf. 10)
= *Pithecia monachus monachus* (Geoffroy, 1812): CABRERA 1958, S. 148
Kein Typusexemplar vorhanden

Genus *Chiropotes* Lesson

Brachyurus israelita (S. 11, Taf. 7)
= *Chiropotes satanas chiropotes* (Humboldt, 1812): Cabrera 1958, S. 146

„Am Rio Negro" (S. 11) bzw. „In den Wäldern am Rio Japura" (S. 12), Staat Amazonas, Brasilien

34: männl., ad., mont. Stpr., S im Tier. Unterseite kahl, einige Finger und Zehen fehlen. Grünes Etk.: „*Brachyurus Israelita* /♂ Spix/Typus (1 Exemplar)/Rio negro Spix (1817–1820)", weißes Etk.: „Originalexemplar/zu *Pithecia Israelita* Spix/in Schreb. Wagn. Säugethiere Suppl. Bd. I/S. 129 tab. XXXII B."

Genus *Cacajao* Lesson

Brachyurus ouakary (S. 12, Taf. 8)
= *Cacajao melanocephalus* (Humboldt, 1812): Cabrera 1958, S. 145

„In den Wäldern zwischen Rio Solimoes und Rio Icá", Staat Amazonas, Brasilien

11: männl., ad., mont. Stpr., S im Tier. Unterseite kahl. Zwei rote Typenetk., weißes Etk.: „Originalexemplar/zu *Pithecia melanocephala* Humb./in Schreb. Wagn. Säugeth. Bd. I/S. 223 und Suppl. Bd. V/S. 102/103"

Genus *Alouatta* Lacépède

Mycetes barbatus (S. 46, Taf. 32 u. 33)
= *Alouatta caraya* (Humboldt, 1812): Cabrera 1958, S. 153

„In den Wäldern (bei) Catinga, im Inneren der Provinzen Minas Gerais und Bahia", Brasilien

9: weibl., ad., mont. Stpr. o. S, mit Jungtier im Arm. Unterseite kahl.

Mycetes discolor (S. 48, Taf. 34)
= *Alouatta belzebul discolor* (Spix, 1823): Cabrera 1958, S. 152

„In den Wäldern am Amazonas und am Rio Tocantins nahe Pará" (= Belém), Staat Pará, Brasilien

22: männl., juv., mont. Stpr. o. S. Unterseite kahl, rechtes Ohr fehlt. Rotes Typenetk. und weißes Etk.: „Originalexemplar/zu *Mycetes caraya* Humb./♂ juv., in Schreb. Wagn. Säugeth. Suppl. Bd. I/S. 184"

Mycetes fuscus (S. 43, Taf. 30)
= *Alouatta guariba clamitans* Cabrera, 1940: Cabrera 1958, S. 154

Kein Typusexemplar vorhanden

Mycetes stramineus (S. 45, Taf. 31)
= *Alouatta seniculus straminea* (Humboldt, 1812): Cabrera 1958, S. 157

Kein Typusexemplar vorhanden

Genus *Cebus* Erxleben

Cebus cucullatus (S. 9, Taf. 6)
= *Cebus apella xanthosternos* Wied, 1820: Cabrera 1958, S. 157

„In den Wäldern der Provinz São Paulo und Guyanas." Bedeutung letzterer Ortsangabe unklar, da Guyana einerseits nicht zum Verbreitungsgebiet der Unterart gehört, andrerseits auch nicht von Spix bereist wurde.

8: ad., mont. Stpr., vermutl. o. S. Körperhaltung des präparierten Tieres entspricht weitgehend der Abbildung (Taf. 6) der Originalbeschreibung.

Cebus gracilis (S. 8, Taf. 5)
= *Cebus albifrons unicolor* Spix, 1823: Hershkovitz 1949, S. 372
„In den Wäldern am Rio Tefé", Staat Amazonas, Brasilien
84: juv., mont. Stpr. o. S.

Cebus libidinosis (S. 5, Taf. 2)
= *Cebus apella libidinosus* Spix, 1823: Cabrera 1958, S. 164
„Rio Carinhanha", Staat Minas Gerais, Brasilien
90: ad., mont. Stpr. o. S. Unterseite und Gesicht teilweise kahl.
28: ad., mont., Stpr. S im Tier.

Cebus macrocephalus (S. 3, Taf. 1)
= *Cebus apella macrocephalus* Spix, 1823: Sanborn 1949, S. 284
„In den Wäldern am Rio Catuá", Staat Amazonas, Brasilien
25: ad., mont. Stpr. o. S. Schneide- und Eckzähne in Gips nachgebildet. Schlechter Zustand, fast völlig kahl.
17: juv., mont. Stpr., S im Tier. Teilweise kahl.
27: ad., mont. Stpr., S im Tier.
23: weibl., ad., mont. Stpr., S im Tier.

Cebus unicolor (S. 7, Taf. 4)
= *Cebus albifrons unicolor* Spix, 1823: Hershkovitz 1949, S. 372
„Nähe Egá, in den Wäldern am Rio Tefé", Staat Amazonas, Brasilien
86: ad., mont. Stpr., S im Tier. Kopf, Unterseite und Extremitäten teilweise kahl, Haut mit Rissen.

Cebus xanthocephalus (S. 6, Taf. 3)
= *Cebus apella xanthosternos* Wied, 1820: Cabrera 1958, S. 168
„In den Wäldern der Provinzen Rio de Janeiro und Sao Paulo", Brasilien
18: weibl., ad., mont. Stpr., S im Tier. Unterseite teilweise kahl.

Genus *Brachyteles* Spix

Brachyteles macrotarsus (S. 36, Taf. 27)
= *Brachyteles arachnoides* (Geoffroy, 1806): Cabrera 1958, S. 179
„In den Wäldern der Provinzen Sao Paulo, Rio de Janeiro, Espirito Santo und Bahia", Brasilien
87: weibl., ad., mont. Stpr. o. S. Teilweise kahl, gebleicht. Rotes Typenetk. und weißes Etk.: „Originalexemplar/zu *Eriodes hypoxanthus* Neuw./in Schreb. Wagn. Säugeth. Suppl. Bd. I/S. 200 ff. und Abhandl. Akad./Bd. V S. 424" und weißes Etk.: „Originalexemplar/zu/in Isis 1833 S. 997/von Andr. Wagner"

Genus *Lagothrix* Geoffroy

Gastrimargus infumatus (S. 41, Taf. 29)
= *Lagothrix infumata* (Spix, 1823): Sanborn 1949, S. 284,
oder *Lagothrix lagothricha* (Humboldt, 1812): Cabrera 1958, S. 183
„In den Wäldern am Rio Icá", Staat Amazonas, Brasilien
194: weibl., ad., mont. Stpr., S entfernt. Teilweise kahl. Rotes Typenetk. und 3 weiße Etk.: „Originalexemplar/zu Crit. Revision d. br. Aff/in Isis 1833 S. 998/von Andreas Wagner" bzw.: „Originalexemplar/zu *Lagothrix infumata* Spix/in Schreb. Wagn. Säugeth./von Suppl. Bd. I S. 187" bzw.: „Originalexemplar/zu *Lagothrix infumata* Spix/in Schreb. Wagn. Säugeth./Suppl. Bd. V S. 73"

188: weibl., ad., mont. Stpr., S entfernt. Schlechter Zustand, ausgedehnte kahle Stellen. Rotes Typenetk. (mit Aufschr. „Co-Typus...") und 3 weiße Etk. mit entsprechenden Aufschr. wie bei Nr. 194.

No 1: Zähne stark abgekaut. Vermutlich zu Nr. 194 oder Nr. 188 gehörig. Aufschr.: „No 1/*Lagothrix/infumata* Spix/♀ senex, type". Grünes Etk. mit gleichlautender Aufschr. und Zusatz: „Rio Ica".

Gastrimargus olivaceus (S. 39, Taf. 28)
= *Lagothrix cana olivacea* (Spix, 1823): CABRERA 1958, S. 181

„In den Wäldern nahe Cameta am Rio Tocantin und am Rio Solimoes von Villa Nova bis zum peruanischen Reich", von CABRERA (1958, S. 181) eingeschränkt auf die Mündung des Rio Tefé in den Rio Solimoes, Staat Amazonas, Brasilien

32: männl., ad., mont. Stpr., S entfernt. 2 rote Typenetk. und 2 weiße Etk.: „Originalexemplar/zu *Gastrimargus olivaceus* Spix/in Critische Revision der brasil. Affenarten/Andreas Wagner/Okens Isis 1833 S. 997" bzw.: „Originalexemplar/zu *Lagothrix cana* Humb./in Schreb. Wagn. Säugeth. Suppl. Bd. I/S. 186–87, tab. XXVI.I"

206: S, vermutlich zu Nr. 32 gehörig. Rotes Typenetk., Aufschrift auf S: „*Lagothrix/olivacea*/Spix/typus"

91: juv., mont. Stpr. o. S. Schlechter Zustand, teilweise kahl. Rotes Typenetk. (Aufschr.: „Co-Typus...") und zwei weiße Etk. mit entsprechender Aufschr. wie bei Nr. 32.

Fam. Callithrichidae

Genus *Cebuella* Gray

Jacchus pygmaeus (S. 32, Taf. 24, Fig. 2)
= *Cebuella pygmae pygmae* (Spix, 1823): CABRERA 1958, S. 189

„Tabatinga am Rio Solimoes", Staat Amazonas, Brasilien

20: ad., mont. Stpr., S im Tier. Teilweise kahl, linker Hinterfuß fehlt.

Genus *Callithrix* Erxleben

Jacchus albicollis (S. 33, Taf. 25)
= *Callithrix jacchus* (Linnaeus, 1758): CABRERA 1958, S. 187

„In den Wäldern nahe der Stadt Bahia" (= Salvador), Staat Bahia, Brasilien

6: ad., mont. Stpr., S im Tier. Hüften und Teil des Schwanzes kahl.

Nach HERSHKOVITZ (1977, S. 492) handelt es sich bei *Jacchus albicollis* Spix um einen Hybriden zwischen den Unterarten *Callithrix jacchus jacchus* L. und *C. jacchus penicillata* Geoffroy. Der locus typicus von *Jacchus albicollis* Spix liegt in der Kontaktzone der Areale beider Unterarten bei Bahia (jetzt Salvador), wo natürliche Hybridisierung vorkommt (l. c. S. 490, Abb. IX.5).

Die Färbung von Kopf, Rumpf und Schwanz des SPIX'schen Originalexemplares entspricht der von *jacchus jacchus*, die Ohrbüschel sind schmal aufrechtstehend wie bei *penicillata*. Die Haare der Ohrbüschel sind im unteren Drittel gelblich weiß und werden zur Spitze hin graubraun.

Jacchus penicillatus (S. 34, Taf. 26)
= *Callithrix jacchus penicillata* (Geoffroy, 1812): HERSHKOVITZ 1977, S. 500

Kein Typusexemplar vorhanden

Midas bicolor (S. 30, Taf. 24, Fig. 1)
= *Saguinus bicolor bicolor* (Spix, 1823): HERSHKOVITZ 1977, S. 741

„Bewaldete Ebenen nahe Rio Negro" (= Manaus), Staat Amazonas, Brasilien

7: juv., mont. Stpr., S im Tier. Linke Vorderextremität beschädigt, Schwanz teilweise kahl.

Midas fuscicollis (S. 27, Taf. 20)
= *Saguinus fuscicollis fuscicollis* (Spix, 1823): HERSHKOVITZ 1977, S. 644

„Nahe Sao Paulo de Olivença in den Wäldern zwischen Rio Solimoes und Rio Icá", von HERSHKOVITZ (1977, S. 636) eingeschränkt auf: Umgebung von Sao Paulo de Olivença, am Südufer des Rio Solimoes, Staat Amazonas, Brasilien

12: ad., mont. Stpr., S im Tier. Linker Hinterfuß fehlt.
13: ad., mont. Stpr., S im Tier
5: weibl., ad., mont. Stpr., S im Tier. Einige Finger abgebrochen, ausgedehnte kahle Stellen.

Ein weiteres mont. Stpr. o. S in sehr schlechtem Zustand (größtenteils kahl) mit der Nr. 30 ist als Co-Typus von *Midas fuscicollis* Spix etikettiert. Soweit erkennbar, handelt es sich jedoch bei diesem Exemplar um *Saguinus midas niger* Geoffroy, 1803. Diese Art wurde von Spix nicht beschrieben.

Midas mystax (S. 29, Taf. 22)
= *Saguinus mystax mystax* (Spix, 1823): HERSHKOVITZ 1977, S. 696

„In den Wäldern zwischen Rio Solimoes und Rio Icá", Staat Amazonas, Brasilien, von HERSHKOVITZ (1977, S. 698) eingeschränkt auf: Südufer des Rio Solimoes nahe Sao Paulo de Olivença, Staat Amazonas, Brasilien

29: weibl., ad., mont. Stpr., S im Tier.

Midas nigricollis (S. 28, Taf. 21)
= *Saguinus nigricollis nigricollis* (Spix, 1823): HERSHKOVITZ 1977, S. 630

„Nordufer des Rio Solimoes nahe Sao Paulo de Olivença", Staat Amazonas, Brasilien

21: Zwei mont. Stpr. (ad. u. juv.) auf selbem Ast befestigt, S bei beiden Exemplaren im Tier.

Midas oedipus (varietas) (S. 30, Taf. 23)
= *Saguinus oedipus geoffroyi* (Pucheran, 1845): HERSHKOVITZ 1977, S. 757

„vermutlich Guiana". Tatsächliche Verbreitung: Panama, SO-Costa-Rica, NW-Columbien. s. HERSHKOVITZ 1977, S. 759

4: weibl., ad., mont. Stpr. o. S. Rotes Etk.: „Typus/von *Jacchus Spixii* /in: Reichenbach, Die vollständige/Naturgeschichte der Affen (1863?)", weißes Etk.: „Originalexemplar zu: *Midas oedipus* (varietas)/Spix Sim. et Ves. Bras. sp. nov./S. 30 tab. XXIII".

SPIX weist auf die Unterschiede dieses Exemplares zu *Simia oedipus* Linnaeus, 1758, hin, die Bezeichnung „varietas" ist laut Nomenklaturregeln jedoch nicht als Festlegung eines subspezifischen Ranges aufzufassen.

Das Verbreitungsgebiet von *Saguinus oedipus geoffroyi* liegt nicht auf der Reiseroute von Spix und Martius, vermutlich gelangte das vorliegende Exemplar ohne genaue Herkunftsangabe über Umwege in den Besitz von Spix. Die Krallen an Fingern und Zehen sind lang und halbkreisförmig ausgewachsen, was darauf hindeutet, daß das Tier längere Zeit in Gefangenschaft gehalten wurde (s. a. HERSHKOVITZ 1977, S. 759).

Das vorliegende Exemplar ist gleichzeitig der Holotypus von *Jacchus Spixii* Reichenbach, 1862 (Die vollständige Naturgeschichte der Affen, S. 1, Taf. 1, Fig. 2) = *Saguinus oedipus geoffroyi* (Pucheran).

Ordnung Chiroptera
Unterordnung Microchiroptera
Fam. Emballonuridae
Genus *Rhynchonycteris* Peters

Proboscidea rivalis (S. 62. o. Abb.)
= *Rhynchonycteris naso* (Wied, 1820): CABRERA 1958, S. 49
Kein Typusexemplar vorhanden

Proboscidea saxatilis (S. 62, Taf. 35, Fig. 8)
= *Rhynchonycteris naso* (Wied, 1820): CABRERA 1958, S. 49
„Neben dem Rio Sao Francisco", Staat Bahia, Brasilien
22/50: ad., ohne Präparation getrocknet, S und Sk im Tier. Kahle Stellen, Risse, gebleicht. Etk.: „Nr. 22/*Emballonura naso* Wied/*Proboscidea saxatilis* Spix/? *Proboscidea rivalis* /Spix Original"

Fam. Noctilionidae
Genus *Noctilio* Linnaeus

Noctilio albiventer (S. 58, Taf. 35, Fig. 2 u. 3)
= *Noctilio labialis albiventris* Desmarest, 1818: CABRERA 1958, S. 55
„Nahe am Rio Sao Francisco", Staat Bahia, Brasilien
17: männl., ad., B, S im Tier. Gebleicht. Etk.: „*Noctilio albiventer* Spix/ (*N. dorsatus* Neuw. juv.) Nr. 17 Brasil"
102/128: männl., juv., B, S im Tier. Etk.: „Original zu Spix/No. 102/*Noctilio/albiventer* /(Geoffroy) Spix/*N. leporinus* Linné juv."

Vermutlich hat das Exemplar Nr. 17 als Vorlage für die beiden Abbildungen gedient, da bei diesem durch eine entstellende Präparation die Interfemoralmembran in eine Spitze ausgezogen ist, die die Hinterfüße um 3,5 cm überragt. In dieser unnatürlichen Weise ist die Interfemoralmembran in den Abbildungen wiedergegeben, während sie beim lebenden Tier kurz ist und die Hinterfüße nicht überragt (s. HUSSON 1962, Abb. 2h). Diese Tatsache erwähnt auch PETERS (1865, S. 571). Bei Nr. 102/128 entspricht die Präparation der Interfemoralmembran dem natürlichen Zustand.

Noctilio rufus (S. 57, Taf. 35, Fig. 1)
= *Noctilio leporinus* Linnaeus, 1758: CABRERA 1958, S. 56
Ohne Fundortangabe
127: männl., ad., B, S im Tier. Leicht gebleicht. Etk.: „*Noctilio rufus* /Spix/Rothbrauner Kantenlefzer"

Trotz fehlender Kennzeichnung auf dem Etk. als Originalexemplar halten CARTER und DOLAN (1978, S. 25) dieses Exemplar für ein SPIX'sches Originalexemplar.

Fam. Phyllostomidae
Genus *Tonatia* Gray

Vampyrus bidens (S. 65, Taf. 36, Fig. 5)
= *Tonatia bidens* (Spix, 1823): CABRERA 1958, S. 63
„Neben dem Rio Sao Francisco", Staat Bahia, Brasilien
o. Nr.: ad., BS. B: schlecht präpariert, gebleicht, linker Hinterfuß fehlt. Etk.: „*Phyllostoma bidens/(Vampyrus bidens* Spix)/Brasil" und „*Phyllostoma/Vampyrus bidens* /Spix./Schädel mit Unterkiefer"

Genus *Trachops* Gray

Vampyrus cirrhosus (S. 64, Taf. 36, Fig. 3)
= *Trachops cirrhosa* (Spix, 1823): CABRERA 1958, S. 69

Kein Typusexemplar vorhanden. Beschreibung eines (verlorengegangenen) Originalexemplares bei PETERS 1865, S. 581

Genus *Glossophaga* Geoffroy

Glossophaga amplexicaudata (S. 67, Taf. 36, Fig. 4)
= *Glossophaga soricina* (Pallas, 1766): CABRERA 1958, S. 72

„In der Stadt Rio de Janeiro und fast ganz Brasilien"

191 und A. M. 83–86: 2 ad. und 3 juv., zusammen in 1 Glas mit Alkohol. Teilweise kahl. Etk.: „4 Stück./*Glossophaga amplexicauda* (Spix)/A. M. 83–86/191 Typus Spix." und „Typus/191" und „191/*Glossophaga/amplexicaudata* /Spix"

Genus *Carollia* Gray

Vampyrus soricinus (S. 65, Taf. 36, Fig. 2 u. 3)
= *Carollia perspicillata* (Linnaeus, 1758): CABRERA 1958, S. 76

Kein Typusexemplar vorhanden. Hinweis auf 3 ehemals vorhandene Originalexemplare bei PETERS 1865, S. 586

Genus *Artibeus* Leach

Phyllostoma planirostre (S. 66, Taf. 36, Fig. 1)
= *Artibeus jamaicensis planirostris* (Spix, 1823): CABRERA 1958, S. 89

„In den Vorstädten von Bahia", Staat Bahia, Brasilien

1903/9437: ad. (?), BS, Teilsk. (Wirbelsäule, Brustkorb, Schultergürtel). Etk.: „*Artibeus perspicillatus* l./1903-9437/Bahia Spix coll. aus Alkohol Balg" und „1903-9437. *Artibeus perspicillatus* L./Bahia. aus Alkohol (Skelett)/Spix. coll."

1903/9438-66: ad. (?), BS, Teilsk. (wie oben). Etk. „*Phyllostoma planirostrum* /1903-9438 aus Alkohol Spix Balg/Bahia Spix coll. Type" und „1903-9438 Bibia/aus Alkohol (Skelett)/Spix coll. Type" und „Nr. 66"

Fam. Desmodontidae
Genus *Diphylla* Spix

Diphylla ecaudata (S. 68, Taf. 36, Fig. 7)
= *Diphylla ecaudata* Spix, 1823: CABRERA 1958, S. 94

Kein Typusexemplar vorhanden. Beschreibung eines (verlorengegangenen) Originalexemplares bei WAGLER 1830 (S. 12).

Fam. Thyropteridae
Genus *Thyroptera* Spix

Thyroptera tricolor (S. 61, Taf. 36, Fig. 9)
= *Thyroptera tricolor* Spix, 1823: CABRERA 1958, S. 98

Kein Typusexemplar vorhanden. Hinweis auf ein ehemals vorhandenes Originalexemplar bei PETERS 1865, S. 580.

Fam. Molossidae

Genus *Promops* Gervais

Molossus fumarius (S. 60, Taf. 35, Fig. 5 u. 6)
= *Promops nasutus* (Spix, 1823): CABRERA 1958, S. 128

Kein Typusexemplar vorhanden. Beschreibung eines ehemals vorhandenen Originalexemplares bei PETERS 1865, S. 579

Molossus nasutus (S. 60, Taf. 35, Fig. 7)
= *Promops nasutus* (Spix, 1823): CABRERA 1958, S. 128

„Nahe am Rio Sao Francisco", Staat Bahia, Brasilien

136: weibl., ad., BS. B: gebleicht beschädigt. S: beide Gehörblasen und Teile der Parietalia und des Occipitale fehlen. Etk.: „*Molossus (Dysopes)/nasutus* Spix/Original. Brasil" und „Zum Originalexemplar/gehörig/*Molossus nasutus*/Spix"

Genus *Molossus* Geoffroy

Molossus ursinus (S. 59, Taf. 35, Fig. 4)
= *Molossus rufus* Geoffroy, 1805: CABRERA 1957, S. 132

Kein Typusexemplar vorhanden. Beschreibung eines ehemals vorhandenen Spix'schen Originalexemplares mit Abb. des S bei PETERS 1865, S. 573 und 588.

Fam. ?

Genus ?

Vespertilio brasiliensis (S. 63, Taf. 36, Fig. 8)
Gattungs- und Artzugehörigkeit ungeklärt

Kein Typusexemplar vorhanden.

Literatur

CABRERA, A. 1958: Catalogo de los mamiferos de America del sur. – Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat. „Bernardino Rivadavia" **4** (1), 1–307

CARTER, D. C. & DOLAN, P. G. 1978: Catalogue of Type Specimens of Neotropical Bats in Selected European Museums. – Spec. Publ. The Mus. Tex. Tech. Univ., Lubbock, Texas

CHIARELLI, A. B. 1972: Taxonomic atlas of living primates. – Academic press, London and New York

ELLIOT, D. G. 1913: A review of the primates. Vol. **I, II** & **III.** – American Museum of Nat. Hist., New York

GEOFFROY SAINT-HILAIRE, E. 1812: Tableau des quadrumanes, ou des animaux composant le premier ordre de la classe des mammifères. – Ann. Mus. Hist. Nat., Paris **19**, 85–122

HERSHKOVITZ, P. 1949: Mammals of Northern Colombia. Preliminary report No. 4: Monkeys (Primates), with taxonomic revisions of some forms. – Proc. U.S. Nat. Mus. **98**, 323–427

— — 1977: Living New World Monkeys (Platyrrhini). Vol. 1. – The University of Chicago Press, Chicago and London

HUMBOLDT, A. von 1811–12: Sur les singes qui habitent les rives de l'Orénoque, du Chassiquiaire et du Rio Negro. – Recueil d'observations de zoolgie et d'anatomie comparée, faites dans l'Océan Atlantique, dans l'intérieur du nouveau continent et dans la Mer du Sud pendant les années 1799, 1800, 1801, 1802 et 1803, ed. A. v. Humboldt & A. Bonpland, ed. 2, **1**, 305–335

HUSSON, A. M. 1962; The bats of Suriname. – E. J. Brill, Leiden

JENTINK, F. A. 1888: Catalogue systématique des mammifères (rongeurs, insectivores, cheiroptères, édentés et marsupiaux). – Mus. d'Hist. Nat. des Pays-Bas **12**, 1–280

PETERS, W. 1865: Über die brasilianischen, von Spix beschriebenen Flederthiere. – Monatsber. Kön. Preuss. Akad. Wiss. Berlin **1865**, 568–588

SANBORN, C. C. 1949: Mammals from the Rio Ucayali, Peru. – Journ. Mammalogy **30**, 277–288

WAGLER, J. 1830: Natürliches System der Amphibien. – München, Stuttgart und Tübingen

WAGNER, J. A. 1833: Critische Revision der brasilian. Affenarten. – Isis von Oken **10** (2), 988–1000

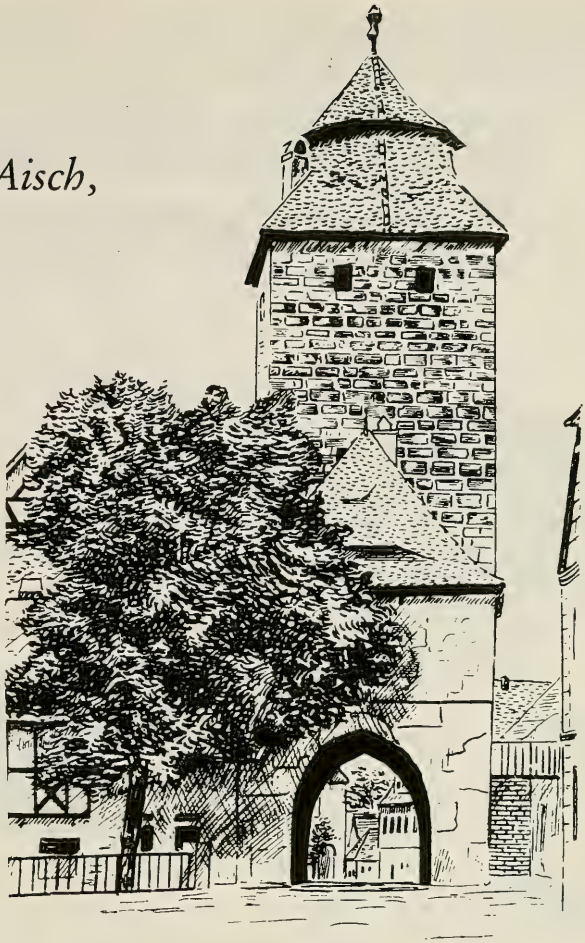
— — 1840: Die Säugethiere in Abbildungen nach der Natur mit Beschreibungen von Dr. Joh. Chr. Dan. von Schreber, Suppl. Bd. 1. – Erlangen

WALKER, E. P. 1975: Mammals of the World. Vol. I & II. – The Johns Hopkins University press, Baltimore and London

Anschrift des Autors:
Dr. Richard Kraft, Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1b, D-8000 München 19

Höchstadt an der Aisch,

Perle des Aischgrundes, ist die Geburtsstadt des Johann Baptist Ritter von Spix. Schon im Jahre 905 wird sie in einer Schenkungsurkunde des Klosters Fulda erwähnt.



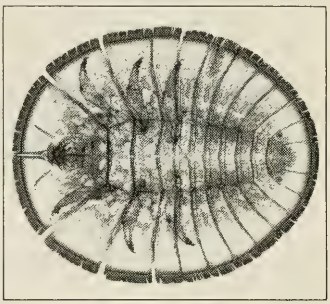
An der Autobahn Nürnberg-Frankfurt gelegen, bietet diese oberfränkische Stadt den Besuchern alle Annehmlichkeiten eines modernen Erholungszentrums (Hallenbad, Wellenfreibad mit weitläufigem Gelände, Kunsteisstadion, Rad- und Wanderwegenetz in den Steigerwald und durch die Weiherlandschaft des Aischgrundes, fränkische Gastronomie).

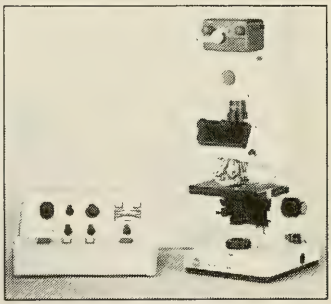
Hervorragende Bedeutung hat Höchstadt für das Umland in den letzten Jahrzehnten durch den Auf- und Ausbau von Bildungsstätten erlangt. Besondere Sehenswürdigkeiten: Bürgerliche Fachwerkhäuser im Zentrum, Schloß, Befestigungsanlagen, mittelalterliche Steinbrücke (14. Jahrhundert), spätgotische Pfarrkirche.

'The head of our laboratory is also delighted with my new photomicrographs!'

'Time and money are the most important things for the head of our laboratory. It was therefore obvious that sooner or later he would want to make photomicrography more efficient, too. He was right in not wanting to let photomicrography continue to be a matter of chance. He decided to buy a Photoautomat, the Wild MPS 55, and that was a good thing. It was a good thing for me, too. Because, now, the head of our laboratory is pleased not only with the small amount of film we use and the speed with which the photographs are produced. He also spends more time looking at the pictures. The clarity and color fidelity of the new photographs impress him. And I can concentrate fully on the best excerpt to photograph and on moving the finest detail into the best possible light. The automatic system does the rest when I press the button. And that pleases me, too!'

Water Penny Beetle Larvum.
Photographed with Stereomicroscope WILD M 5 APO and photoautomat WILD MPS 55/51, Transmitted light, bright field.





WILD MPS 55/51 with LEITZ DIALUX 20 EB

PS: All Wild camera systems are suitable for all Wild stereomicroscopes and Leitz microscopes They can also be used with other makes of instruments. Ask for your documentation.

WILD
HEERBRUGG

Yes, I am interested in this photoautomat WILD MPS 55/51.
Send your documentation to

Name _____

Company _____

Address _____

_____

Send to: Wild Heerbrugg Ltd
CH - 9435 Heerbrugg, Switzerland
or to your Wild representative.

Automatisch sparen

180,00 350
1000.00 15,—
700,00 25,00
990,00
100,00 112,00
15,— 60,00
20,00 85,00

das große Plus am Plus-Sparen

Wenn auf Ihrem Girokonto am Monatsende ab und zu etwas übrigbleibt, dann ist der Plus-Spardauerauftrag genau das Richtige für Sie.

Sie legen sich betragsmäßig nicht fest; kostenlos wird einmal mehr und einmal weniger umgebucht, ganz nach Ihrem Kontostand.

Auf alle Fälle bringen die Gelder, die sonst auf Ihrem Girokonto liegenbleiben, auf Ihrem Sparkonto gute Zinsen.

Und im Laufe der Zeit bildet sich ganz nebenbei ein beruhigendes Finanzpolster für die Zukunft oder für unvorhersehbare Ausgaben.

Wir beraten Sie fachkundig und individuell in über 100 Geschäftsstellen

Stadtsparkasse München

SPIXIANA – ZEITSCHRIFT für ZOOLOGIE

erscheint im Selbstverlag der
Zoologischen Staatssammlung München

Der Preis je Band (3 Hefte) beträgt 100,– DM. Supplementbände werden gesondert nach Umfang berechnet. Mitglieder der „Freunde der Zoologischen Staatssammlung München" können die Zeitschrift zum ermäßigten Preis von 40,– DM beziehen.

SPIXIANA – Journal of Zoology

is edited by
The State Zoological Collections München

The price of each volume (3 numbers) is 100,– DM. Supplements are charged at special rates depending on the number of printed pages. Members of the „Freunde der Zoologischen Staatssammlung München" may order the journal at the reduced rate of 40,– DM.

Bestellungen sind zu richten an die
Orders should be addressed to the library of the

Zoologische Staatssammlung München
Maria-Ward-Straße 1 b
D-8000 München 19, West Germany

Hinweise für Autoren

Die Manuskripte sollen in zweifacher Ausfertigung eingereicht werden. Sie sollen einseitig und weitzeilig mit mindestens vier cm breitem Rand geschrieben sein. Sie müssen den allgemeinen Bedingungen für die Abfassung wissenschaftlicher Manuskripte entsprechen. Für die Form der Manuskripte ist die jeweils letzte Ausgabe der SPIXIANA maßgebend und genau zu beachten. Eine englische Zusammenfassung ist der Arbeit voranzustellen. Tabellen sind, wie auch die Abbildungsvorlagen, gesondert beizufügen. Der Gesamtumfang eines Beitrages sollte nicht mehr als 2 Druckbogen (32 Druckseiten), Kurzbeiträge weniger als 3 Druckseiten umfassen.
Die Herausgabe dieser Zeitschrift erfolgt ohne gewerblichen Gewinn. Mitarbeiter und Herausgeber erhalten kein Honorar. Die Autoren bekommen 50 Sonderdrucke gratis, weitere können gegen Berechnung bestellt werden.

Notice to Contributors

Two complete copies of the manuscript should be presented. It must be typed on one side of the paper only and double spaced with a margin of at least four centimeters. It should correspond to the universal composition of scientific manuscripts. The form should observe the SPIXIANA standard outlay set up in the previous issue. An English abstract should precede the paper. Tables, graphs and illustrations should follow the manuscript on separate pages. The total text of a contribution should not exceed two galley proofs (32 printed pages). Short contributions consist of less than three printed pages.
The publication of this journal ensues without material profit. Co-workers and publishers receive no payment. The authors get 50 reprints free of charge and more may be ordered on payment.

L
7615
JH

SPIXIANA

Zeitschrift für Zoologie

Tropische Regenwälder
– eine globale Herausforderung –

Herausgegeben von
W. Engelhardt und E. J. Fittkau
Schriftleitung: L. Tiefenbacher

SMITHSONIAN
JAN 18 1985
LIBRARIES

Generaldirektion der Naturwissenschaftlichen Sammlungen Bayerns
und
Zoologische Staatssammlung München, 1984

SPIXIANA	Supplement 10	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften. Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis on Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.

Redaktion – Editor-in-chief
Priv.-Doz. Dr. E. J. FITTKAU

Schriftleitung – Managing Editor
Dr. L. TIEFENBACHER

Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die

Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be adressed to

Redaktion SPIXIANA
ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN
Maria-Ward-Straße 1 b
D-8000 München 19, West Germany

(ab 1985:
Münchhausenstraße 21, D-8000 München 60)

SPIXIANA – Journal of Zoology
published by
The State Zoological Collections München

Tropische Regenwälder
– eine globale Herausforderung –

Herausgegeben von
W. Engelhardt und E. J. Fittkau

Schriftleitung: L. Tiefenbacher

Generaldirektion der
Naturwissenschaftlichen Sammlungen Bayerns
und
Zoologische Staatssammlung

München, 1984

Die vorliegenden Beiträge sind erweiterte Niederschriften der Referate, die anläßlich eines Regenwald-Symposiums vom 12. 9.–13. 9. 1983 im Rahmen der IV. Internationalen Gartenbauausstellung (IGA) in der Bundesrepublik Deutschland (München, 28. April bis 9. Oktober 1983) gehalten wurden.

Wissenschaftliche Leitung des Symposiums:
Prof. Dr. W. Engelhardt
Generaldirektor der Naturwissenschaftlichen Sammlungen Bayerns, München
Priv.-Doz. Dr. E. J. Fittkau
Direktor der Zoologischen Staatssammlung, München

Gesamtherstellung: Gebr. Geiselberger, Altötting

VORWORT

Der alarmierende Rückgang der Waldfläche und die damit verbundenen negativen Auswirkungen auf Boden, Wasserhaushalt, Pflanzen- und Tierwelt sowie das Klima gehören zu den gravierendsten ökologischen Gefahren und Problemen der Tropen und Subtropen. Die Ursachen dieser Waldzerstörung sind vielfältig: Landbedarf für die Lebensmittelproduktion, Rodung für Verkehrs- und Siedlungszwecke, Übernutzung und Raubbau an den Waldbeständen zur Brennholz- und Nutzholzgewinnung. Gemeinsamer Nenner ist das rasche Bevölkerungswachstum in der Dritten Welt und der daraus resultierende wachsende Bedarf an Nahrungsmitteln, Energie, Roh- und Werkstoffen. Hinzu kommt die von den Industrieländern ausgehende Nachfrage nach Tropenholz, die für zahlreiche Länder der Dritten Welt mit erheblichen Deviseneinnahmen verbunden ist.

Fast zwei Drittel der jährlichen Waldverluste in der Dritten Welt betreffen die verschiedenen Formationen der „geschlossenen Tropenwälder", also den Bereich der tropischen Feucht- bzw. Regenwälder. Sie stellen wegen ihres einzigartigen pflanzlichen und tierischen Artenreichtums den ökologisch vielseitigsten und bisher am wenigsten erforschten natürlichen Lebensraum dieser Erde dar. Das in verschiedenen Regionen der Tropen bereits in überschaubaren Zeiträumen drohende vollständige Verschwinden dieser Vegetationsform würde einen Verlust bedeuten, dessen ökologische, ökonomische, aber auch soziale Auswirkungen heute noch kaum überschaubar, geschweige denn kalkulierbar sind.

Die alarmierende Geschwindigheit der Waldzerstörung in den Tropen erfordert daher rasches Handeln. Einmal zerstörte tropische Naturwälder sind in ihrer Vielfalt und ökologischen Bedeutung kaum wiederherstellbar.

Die Durchführung eines „Regenwald-Symposiums" im Veranstaltungsprogramm der „Internationalen Gartenbauausstellung 1983" begrüße ich daher als verdienstvollen Beitrag zu den internationalen Bemühungen zur Erhaltung dieser wertvollen Natur- und Lebensräume. Die von namhaften Fachvertretern vorgetragenen wissenschaftlichen Erkenntnisse über die tropischen Regenwälder und die daraus resultierenden Folgerungen und Empfehlungen für ihre Erhaltung haben die auf den vielschichtigen ökologischen, sozio-ökonomischen und kulturellen Querbeziehungen berührende Komplexität des Problems deutlich werden lassen. Entwicklungspolitisch wirkt sich das in der Notwendigkeit aus, Wege zu suchen und Konzepte zu fördern, die einerseits erlauben, den ökologischen Erfordernissen entsprechende Flächenanteile tropischer Regenwälder zu erhalten, andererseits aber die Nutzbarmachung dieser erneuerbaren Naturressource für die wirtschaftliche und soziale Entwicklung im Interesse der betroffenen Länder und Menschen zu ermöglichen. Die zahlreichen vom Bundesministerium für wirtschaftliche Zusammenarbeit seit Beginn der Entwicklungshilfe geförderten Vorhaben der forst- und holzwirtschaftlichen Entwicklung zeigen, daß die Erhaltung und nachhaltige Nutzung und Bewirtschaftung der Tropenwaldressourcen ein schwieriges, aber dennoch kein aussichtsloses Unterfangen ist. Auch die Einrichtung reiner Waldschutzgebiete zur Erhaltung ökologisch besonders wertvoller Naturräume kommt in einer solchen Strategie Bedeutung zu.

Generell ist heute festzustellen, daß in einer immer enger werdenden Welt der Umwelt- und Ressourcenschutz im Sinne einer dauerhaften Sicherung der natürlichen Produktions- und Lebensgrundlage als Basis und unabdingbare Voraussetzung für Fortschritt und Entwicklung anzusehen ist. Dies gilt für Industrie- wie Entwicklungsländer. Die Herausforderung dieser Aufgabe richtet sich gleichermaßen an die verantwortlichen Regierungen wie an die einzelnen Menschen jedes Landes. Der Generaldirektion der Staatlichen Naturwissenschaftlichen Sammlungen Bayerns gebührt für die Bekräftigung dieses Appells im Hinblick auf die tropischen Regenwälder unser aller Dank.

S. Lengl

Siegfried Lengl

Staatssekretär im Bundesministerium
für wirtschaftliche Zusammenarbeit

Die Charta von München (1983)

Tropische Regenwälder
– Eine globale Herausforderung –

Die Lage:

Die tropischen Regenwälder werden von den Nationen, in deren Territorien sie wachsen, immer stärker genutzt. Unsere Generation hat bereits mehr als 50% der ursprünglich tropischen Regenwälder der Erde vernichtet. Gegenwärtig verschwinden etwa 11 Millionen Hektar pro Jahr, durchschnittlich also ca. 1300 ha in jeder Stunde! Die jährlichen globalen Verluste entsprechen der Hälfte der Fläche der Bundesrepublik.
Das darf uns nicht gleichgültig lassen, denn dieser Lebensraum beherbergt auf weniger als 10% der Landfläche unserer Erde mindestens die Hälfte aller Arten von Lebewesen; nach neuesten Schätzungen bis zu 30 Millionen Arten. Die tropischen Regenwälder sind die bedeutendste genetische Ressource der Welt.

Seit kurzem wissen wir, daß diese organische Vielfalt eine Anpassung an die geringe Verfügbarkeit von Nährstoffen darstellt. In den tropischen Regenwäldern herrscht Mangel an Nährstoffen im Boden; Wärme und Wasser sind dagegen im Überfluß vorhanden.

Die Nutzung zielt auf die Gewinnung von Acker- und Weideland, vielfach aber nur auf die Entnahme von Edelhölzern ab. Diese Edelholznutzung verwertet zwar häufig nur einen geringen Anteil (ca. 5%) der gefällten Bäume, ist aber wegbereitend für eine nachfolgende Erschließung und Zerstörung durch Siedlungstätigkeit. Die Verbraucher sind vorwiegend die Industrienationen, doch besteht in den Ursprungsländern ein erhebliches wirtschaftliches Interesse an der Ausbeutung der Wälder.

Die Folgen:

Diese Entwicklung zeigt globale Auswirkungen.

Unersetzlich

ist der Verlust genetischer Ressourcen, den selbst ein weltweites Netz von Genbanken nicht ausgleichen könnte.

Gewaltig

sind die Auswirkungen der Erosion. Die Böden dienen den Regenwäldern meist nur als Wuchsunterlage. Die vorhandenen Nährstoffe erhält sich der Wald selbst. Eine Ernte der dringend benötigten Nahrungsmittel auf den gerodeten Flächen ist im Gegensatz zu den gemäßigten Breiten nur kurzzeitig und kleinräumig, nicht aber in dem erforderlichen Umfang langfristig und großflächig möglich.

Unzureichend

sind die Kenntnisse über die Möglichkeiten zur Regeneration degradierter Böden tropischer Regenwaldzonen. Menschenalter reichen nach heutigem Wissen dafür nicht aus.

Ernstzunehmende

Anzeichen sprechen dafür, daß großflächige Regenwaldvernichtungen globale Folgen für Wetter und Klima bewirken. Sie werden in menschlichen Lebensspannen nicht wieder rückgängig zu machen sein.

Unbegrenzt

lassen sich Regenwälder mit ihrer Mannigfaltigkeit an Tieren, Pflanzen und Mikroorganismen sicher nicht nutzen. Ihre gegenwärtige Vernichtungsrate verläuft hundert- bis tausendfach schneller als die Erneuerungsrate.

Daraus erwächst das globale Dilemma des tropischen Regenwaldes. Bei Fortführung der derzeitigen Trends wird es zur Jahrtausendwende kaum noch ein Drittel des ursprünglichen Regenwaldbestandes geben. In vielen Gebieten wird er unwiederbringlich ganz verloren sein.

Das Gebot: Rasches Handeln.

1. *Drosselung der Waldvernichtung für extensive landwirtschaftliche Nutzung zugunsten der Intensivierung produktiver Flächen für die notwendige Nahrungsmittelerzeugung.*

2. *Einschränkung von Holzimporten aus Ländern mit verantwortungsloser Ausbeutung der Regenwälder (großflächiger Kahlschlag).*

3. *Keine Finanzierung von Projekten, die natürliche Waldbestände vernichten mit Ausnahme von zwingend erforderlichen Infrastrukturmaßnahmen unter Beachtung der Umweltverträglichkeit.*

4. *Verstärkte Unterstützung einer standortgemäßen Waldbewirtschaftung mit Nutzungsformen, welche den Wald in der Substanz erhalten.*

5. *Förderung der plantagenmäßigen Erzeugung von Nutz- und Brennholz zur Schonung der noch natürlichen Regenwälder.*

6. *Sicherung möglichst großer Naturreservate der Primärwaldflächen und darüber hinaus von Waldschutzzonen zur klimatischen Stabilisierung.*

7. *Steuerung der Entwicklungshilfe nach Maßstäben, die auch die ökologischen Auswirkungen der Projekte berücksichtigen.*

8. *Gemeinsames Eintreten von Verbraucher- und Ursprungsländern zur langfristigen Erhaltung der tropischen Regenwälder als allgemeines Erbe der Welt.*

The Munich Charter (1983)

Tropical rain forests – a global challenge –

The situation.

Tropical rain forests are extensively exploited in the nations in which they grow. Our generation has already destroyed more than 50% of the Earth's original tropical rain forests. Currently approximately 11 million hectares are being destroyed every year. This is equivalent to 1300 hectares every hour. This annual global loss is equivalent to half the surface area of the Federal Republic of Germany.

We should not become indifferent to this situation, because although this habitat represents less than 10% of the earths surface, it contains at least half of all known species – which according to the most recent reckoning is approaching 30 million species. The tropical rain forests are the worlds most important genetical resource.

Only recently we have learned that this organic diversity represents an adaptation to a low availibility of nutrients. In the tropical rain forests there is a deficiency of nutrients in the ground; however, heat and water are available in abundance.

One of the aims of forest clearance is the provision of arable and grass lands but in many cases only the removal of valuable hardwood occurs. However, the production of such hardwood often makes use of only a small fraction (5%) of the felled timber and, moreover, forest clearance prepares the way for further soil degredation through human settlement.

The industrial nations, which have considerable business interests in the rain forest countries, are predominant in the exploitation of these forests.

The Consequences:

These developments have global consequences.

Irreplaceable

is the loss of genetical resources which could not even be compensated for by a worldwide network of gene banks.

Immense

are the effects of the resultant erosion. The floor in these rain forests serves mostly only as a growth substrate. The forest itself conserves the nutrients. Production of essential foodstuffs in land reclaimed from forest clearance, in contrast to land in the temperate regions, is temporary and on a small scale and is not possible to the extent and scale needed.

Insufficient

is the knowledge of the possibilities for the regeneration of the degraded soil in the tropical rain forest zones, according to the current scientific knowledge it will take generations for this to occur.

Serious consideration

must be given to the signs which indicate that the large scale destruction of the rain forests would have notable consequences for weather and climate. It will not be possible to make good the existing damage in the timespan of one generation.

Unlimited

exploitation of the rain forests with their diversity of animals, plants and microorganisms, can certainly not be sustained. Their rate of destruction at the present time vastly exceeds (100 to 1000 times) the rate of renewal.

The current global dilemma of the tropical rain forests becomes apparent from the foregoing observations. With the continuation of the current trends scarcely $^1/_3$ of the present rain forest stands will remain by the year 2000. In many regions they will be irrevocably lost.

The Recommendation: Rapid action.

1) *Restriction of tree felling for extensive agricultural use in favour of more intensive use of existing areas for the production of essential foods.*

2) *Limitation of wood imports from countries which show irresponsible exploitation (large scale surface clearing) of rain forests.*

3) *Restriction of finance for projects which destroy natural woods with the exception of urgently necessary infrastructural measures which take account of environmental suitability.*

4) *Increased support for afforestation which is relevant to the characteristics of a particular habitat and which preserves the fundamental characteristics of each forest.*

5) *Encouragement of the largescale plantation of timber and fire wood for the proctection of natural rain forests.*

6) *Preservation of the largest possible area of primary forests through nature reserves with consequent stabilisation of climate.*

7) *Control of developmental aid by measures which also consider the ecological consequences of the project.*

8) *Mutual commitment of both consumer and producer countries for the long-term preservation of the tropical rain forest as a general heritage for the world.*

SPIXIANA	Supplement 10	13–33	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

Die Vegetation des tropischen Regenwaldes

Von **Paul Seibert**

Forstwissenschaftliche Fakultät der Universität München

Abstract

The report gives first a survey about the general features of tropical rain forests including life and growth forms of the most important plants, stand structures with their different layers, life process over the year and the life span of a stand.

After that it is demonstrated, that subdivision of the tropical rain forests leads to very different vegetation types caused by changes in climate, soil and water regime. This classification is based on the scheme on page...

Evergreen tropical lowland rain forest

Tropical evergreen and half-evergreen mountain rain forests

Tropical and subtropical rain forests with longer dry periods

Tropical submerged, swamp and mangrove forests

Heath and Campina forests of extreme poor soils

Am Anfang dieses Symposiums über die tropischen Regenwälder steht ein Vortrag über „Die Vegetation", weil diese Wälder ja in erster Linie ein Bestandteil der Pflanzendecke der Erde sind und deswegen zunächst aus botanischer Sicht behandelt werden sollen.

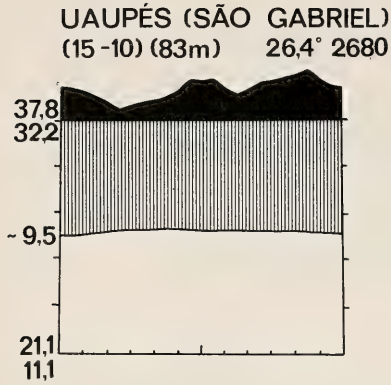
Ich möchte in meinem Vortrag zunächst auf die allgemeinen Merkmale dieser Wälder eingehen, die sich in Anpassung an Klima und Boden im Laufe von vielen Hunderttausend Jahren entwickelt haben. Hierzu gehören die Lebens- und Wuchsformen der sie aufbauenden Pflanzen, der Aufbau der Bestände nach Schichten und die Lebensvorgänge über das Jahr und die Lebensdauer eines Bestandes.

Danach will ich die Untergliederung der tropischen Regenwälder in sehr verschiedenartige Vegetationstypen aufzeigen, die sich durch Abwandlungen des Klimas, der Böden und ihres Wasserhaushaltes ergeben, und die unterschiedlichen Waldtypen am Beispiel südamerikanischer Vorkommen erläutern. Wir werden dabei sehen, daß es **den** tropischen Regenwald, wie oft gesagt wird, nicht gibt. Vielmehr sind es eine Reihe verschiedener Typen, die unter den anstehenden und heute viel diskutierten Problemen sehr unterschiedlich zu beurteilen sind.

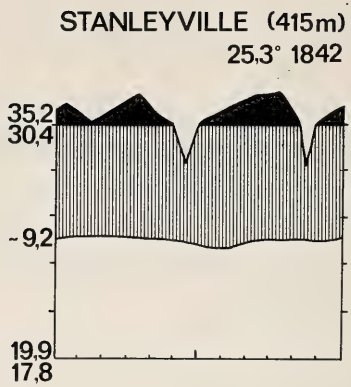
Allgemeine Merkmale tropischer Regenwälder

Klima

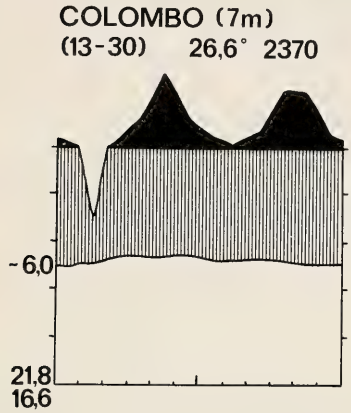
Der eigentliche tropische Regenwald beschränkt sich im wesentlichen auf das Äquatorialgebiet zwischen 10° N und 10° S, und zeichnet sich durch einige besondere Merkmale und Anpassungen aus, die nur aus dem ihm eigenen Klima verständlich sind.



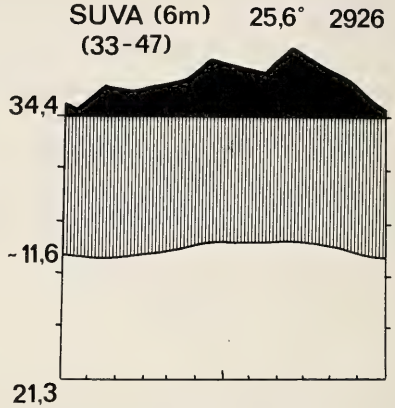
Amazonas, Südamerika



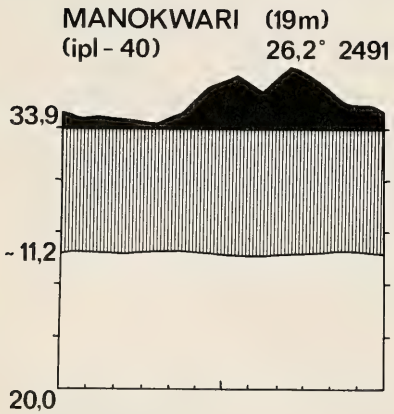
Kongo, Afrika



Ceylon



Neu-Guinea



Fidji-Inseln

Die Jahresmittel der Lufttemperatur liegen zwischen 25° und 27° C. Sie sind über das ganze Jahr sehr gleichmäßig, so daß die jährliche Temperaturschwankung nur wenige Grad beträgt (vgl. Diagramme, von denen die des Amazonas und der Fidji-Inseln am ausgeglichensten sind). Selbst die absoluten Maxima der Temperatur sind nicht aufregend hoch. Dieses beträgt z. B. im Amazonasgebiet 37° bis 38° C. Da lagen die Maximumtemperaturen dieses Sommers in Mitteleuropa höher!

Ausgeprägter als die Jahresschwankung der Temperatur ist die Tagesschwankung, und das ist ein wesentliches Merkmal des tropischen Klimas. Die Werte liegen zwischen 9° und 11° C.

Die Niederschläge des tropischen Regenwaldes liegen immer über 1 800 bis 2 000 mm im Jahr. Es ist von geringerer Bedeutung, daß sie sehr hohe Werte erreichen können, z. B. in den Bergen von Hawaii 12 500 mm, am Kamerunberg 10 500 mm, im pazifischen Küstenregenwald Columbiens ebenfalls über 10 000 mm. Wichtiger ist, daß die Niederschläge einigermaßen gleichmäßig über das Jahr verteilt und nicht durch längere Trockenperioden unterbrochen sind. Solche Trockenzeiten betragen höchstens 2 Monate; sind sie länger, so wird der immergrüne tropische Regenwald von anderen Waldtypen abgelöst.

Der tropische Regen geht meist in Form kurzer heftiger Schauer nieder, die, verbunden mit Gewitterstürmen meist am Nachmittag niedergehen. Die Luftfeuchtigkeit ist hoch, schwankt aber im Laufe des Tages stark wegen der Tagesschwankungen der Temperatur, und zwar zwischen 100% nachts und 25 bis 40% am Tage. Es herrscht also im Freiland und über dem Kronendach des Waldes ein beträchtliches Sättigungsdefizit. Die geschilderten Klimaverhältnisse werden im Bestandesinneren des tropischen Regenwaldes stark abgewandelt.

Besonders wichtig ist die Abschwächung der Strahlung durch die verschiedenen Schichten, die nur wenig Licht bis zum Boden durchlassen (1,0 bis 0,1% des Tageslichtes).

Die Temperaturschwankungen sind über dem Kronendach am höchsten. Blätter und Äste halten nicht nur die wärmende Strahlung von den unteren Schichten ab, sondern verhindern auch die nächtliche Ausstrahlung, so daß im untersten Stockwerk die Temperaturen am ausgeglichensten sind, und mit ihnen auch die Luftfeuchtigkeit, die kaum unter 95% fällt. Verständlicherweise werden auch die Windstärken vom Kronendach zum Boden hin abgeschwächt, was ebenfalls die Erhaltung der hohen Luftfeuchtigkeit begünstigt.

Ökologische Anpassungen

In Anpassung an die gleichmäßig günstigen Klima- und anderen Lebensbedingungen haben die Pflanzen eine Reihe von Merkmalen entwickelt, die für den tropischen Regenwald eigentümlich sind.

Fast ausnahmslos herrschen in der oberen Kronenschicht immergrüne Bäume vor. Meist wird in den Beschreibungen auch deren große Höhe und der mächtige Wuchs der Stämme hervorgehoben. Tatsächlich aber sind die meisten Bestände nur 30 bis 40 m hoch oder wenig höher; sie werden von locker verteilten Bäumen überragt, die bis 50 m Höhe, ausnahmsweise auch einmal 55 oder 60 m erreichen. Zu den höheren Bäumen (bis 50 m) gehört die Paranuß *(Bertholletia excelsa),* die einen auffallend geraden, säulenförmigen Stamm aufweist und wegen ihrer Früchte eine große wirtschaftliche Bedeutung hat.

Die Baumstämme sind gerade und schlank, sie verzweigen sich erst wenig unterhalb des Gipfels. Ihre Rinde ist meist auffallend hell und dünn. Zu einer Borkenbildung kommt es nicht, denn die Stämme sind ja praktisch nie der Sonnenstrahlung oder einer trockenen Atmosphäre ausgesetzt.

Sehr auffallend sind bei vielen große Höhen erreichenden Baumarten die Brettwurzeln. Sie verleihen dem Baum einen festeren Stand, was bei dem flach streichenden Wurzelwerk und besonders auf nassen Standorten von Bedeutung ist. Seltener kommen auch Stelzwurzeln vor; diese meist bei Baumarten der unteren Kronenschicht. Die Blätter sind immergrün und können deshalb die Gunst des gleichmäßig über das ganze Jahr feuchten und warmen Klimas ausnützen. Doch können, selbst bei gleichen Baumarten, die Blätter recht unterschiedlich ausgebildet sein. Die Blätter des obersten Kronendaches sind einem stark wechselnden Klima ausgesetzt, bei dem infolge der hohen Temperaturen tagsüber der Dampfdruck stark ansteigt und die Blätter zu einer extremen Reduzierung der Transpiration durch

Abb. 1: Die immergrünen Bäume der Oberschicht erreichen Höhen bis 40 m oder wenig höher

Abb. 2: Die für hohe Bäume charakteristischen Brettwurzeln verleihen dem Stamm einen festen Stand

Schließen der Spaltöffnungen zwingt. Hier sind die Blätter klein und robust, haben eine dicke Cuticula und sind von einer Wachsschicht überzogen. Im Gegensatz dazu sind die Blätter von Jungpflanzen der gleichen Art, die im Schatten des Bestandesinneren aufwachsen, größer und weniger xeromorph.

Als charakteristisches Merkmal der Blätter tropischer Gehölze werden immer wieder die langausgezogenen Blattspitzen, die sog. Träufelspitzen genannt. Sie gelten direkt als Kennzeichen für tropische Feuchtwälder. Die Spitzen sollen den Ablauf des die Atmung und Assimilation erschwerenden Wasserfilms von der Blattoberfläche beschleunigen. Nach anderer Auffassung sind Träufelspitzen Sonderformen eines weitverbreiteten Bauprinzips der Blätter: Die Blattspitze eilt dem Wachstum des übrigen Blattes voraus. Jedoch fehlen Träufelspitzen gerade den extremsten Regenwäldern. Häufig sind auch spitz ausgezogene Blätter steil nach oben gerichtet, so daß sie gar nicht über die Spitze abtropfen können. Nicht im Regenwald, sondern im Saisonregenwald, im Passat- und Monsunwald kommt es zu einer Häufung von ausgezogenen Blattspitzen ganz verschiedener Pflanzenfamilien.

Die Erklärung: Das echte Regenwaldblatt ist hygromorph, eine dauernde Befeuchtung kann ihm nichts anhaben. Das Blatt der Saisonregenwälder dagegen muß sowohl an regenreiche wie auch an trockene Zeiten angepaßt sein; es ist xeromorph und benötigt eine rasche Wasserableitung durch eine Träufelspitze.

Knospen, die bei unseren Waldbäumen als Überdauerungsorgane für die ungünstige Jahreszeit, den Winter, ausgebildet werden, fehlen bei den tropischen Regenwaldbäumen oder sie sind nur wenig geschützt, häufig nur durch Haare, Schleim oder durch besonders ausgebildete Nebenblätter. Häufig wird ein ganzer Sproß mit allen Zweigen und Blättern, noch ehe diese ihre endgültige Größe und Farbe erreicht haben, so rasch freigesetzt, daß sich der jüngere Sproß wie abgewelkt vom älteren Laubwerk abhebt. Man spricht von Laubausschüttung. Erst nach und nach richtet sich der junge Sproß auf, es beginnen das Flächenwachstum der Blätter, die Gewebedifferenzierung und Chlorophyllbildung.

Eine Besonderheit der Blüten- und Fruchtbildung ist Kauliflorie, d. h. die Ausbildung der Blüten und Früchte an blattlosen verholzten Stämmen, die im Regenwald sehr verbreitet ist, bei uns aber nur beim Seidelbast vorkommt. Das bekannteste Beispiel ist der Kakaobaum, immer wird auch *Couroupita guianensis,* der Kanonenkugelbaum, genannt. Derartig große Früchte, deren Samen eine umfangreiche Nahrungsreserve aufweisen und damit im dunklen Bestandesinnern leichter aufwachsen können, vermögen sich nur am Stamm oder an kräftigen Ästen zu entwickeln.

Neben den Bäumen verschiedener Größenordnung und ebenfalls immergrünen Sträuchern zeichnet sich der tropische Regenwald durch weitere Lebensformen aus, die seiner besonderen Struktur angepaßt sind, diese aber auch mit prägen. Es sind die Lianen, Epiphyten und Baumwürger.

Je höher und dichter das Kronendach ist, um so schwieriger ist es für Sämlinge des Waldbodens, irgendwann einmal ans Licht zu gelangen. Die Lianenform bietet die Möglichkeit, durch Abstützen an Trägerpflanzen die nötige Wuchsleistung mit geringem Stoffaufwand zu realisieren. Lianen gehören ganz verschiedenen Pflanzenfamilien an und treten in verschiedenen Formen auf. Der oft über 100 m lange und dünne Stamm muß zug- und biegungsfest, zugleich aber auch elastisch sein, damit er den durch Wind bedingten Bewegungen der Trägerpflanze standhält.

Baumwürger der Gattung *Ficus* keimen auf einem beliebigen Baum aus Samen, die von Vögeln verschleppt sind. Zunächst entsteht ein epiphytisch lebendes Pflänzchen, das Blätter und Wurzeln austreibt. Zum Überleben der Pflanze ist es wichtig, daß die Wurzeln den Boden erreichen. Dann nimmt das Wachstum schlagartig zu. Die Wurzeln verflachen und verschmelzen miteinander, und es entsteht eine Art gegitterter Mantel, der das Dickenwachstum des Wirtes hemmt. Zugleich macht die Laubkrone des Würgers dem Wirt Konkurrenz. Schließlich stirbt der Wirtsbaum ab und der erstarkte Würger nimmt seinen Platz ein.

Die Epiphyten verzichten auf den sonst allgegenwärtigen Mutterboden mit seinem Wasser- und Nährstoffvorrat. Ihr Lebensort ist die Trägerpflanze, auf welcher Lichtgenuß und Kohlendioxidgehalt höher sind als in dem unteren Stockwerk des Bestandes. Als ökologische Nischen bieten sich den Epiphyten zahlreiche Plätze auf Stamm, Ästen und in den Winkeln der Krone an. Die besonders auf Blättern des Waldgrundes lebenden Blattepiphyten (Epiphyllen) hängen von permanenter Wassertraufe

ab; es sind Algen, Flechten, Moose, ja auch Farn- und Blütenpflanzen, die auf langlebigen Lederblättern wachsen.

Nach oben nimmt die Zahl der Epiphyten zu. Piperaceen bilden kleine Pflanzen mit etwas sukkulenten Assimilationsorganen aus. Als Epiphyten bekannter sind die Bromelien mit zisternenartigen Rosetten, Orchideen und Araceen mit Haft- und wasserspeichernden Luftwurzeln sowie Kakteenarten *(Rhipsalis, Phyllocactus)* und Farne.

Abb. 3: Häufige Epiphyten sind Bromelien, Orchideen, Farne und Kakteen der Gattung *Rhipsalis*

Etagenaufbau oder Schichtung

Der tropische Regenwald ist mit seinem Bestand weniger deutlich als die Wälder der gemäßigten Zone in Schichten gegliedert. Trotzdem ist eine Gliederung in Schichten oder Etagen notwendig, wenn man seinen Aufbau beschreiben will. Gewöhnlich unterscheidet man 3 Baumschichten, eine Strauch- und Krautschicht sowie den Bodengrund.

Die höchsten Bäume, die Überständer, überragen den Wald, oft mit ihrem ganzen Gipfel. Sie bilden keine geschlossene Schicht, so daß das Kronendach des Tropenwaldes von oben, z. B. vom Flugzeug aus gesehen, sehr unregelmäßig und unruhig wirkt. Diese Überständer müssen sich in einer äußerst

Abb. 4: Die Überständer überragen den Wald, oft mit ihrem ganzen Gipfel (aus SEIBERT, 1983)

harten Umwelt behaupten. Sie sind den verhältnismäßig hohen Temperaturen, einem starken Wind und einer niedrigen Luftfeuchtigkeit (25–40%) voll ausgesetzt. Viele bilden Flugsamen, die vom Wind verschleppt werden können.

Das geschlossene Kronendach der 2. Baumschicht setzt sich aus einer großen Zahl verschiedener Arten zusammen, deren Kronen dicht ineinander gefügt und von Schlingpflanzen miteinander verbunden sind. Als Artenzahlen der tropischen Wälder werden 40 bis 100 pro Hektar genannt, als allerdings extremes Beispiel nennt KLINGE auf einer Fläche von 2000 m^2 über 500 Baum- und Palmenarten.

Die Bestimmung der großen Zahl tropischer Baumarten bereitet erhebliche Schwierigkeiten. Nicht nur sind viele Arten überhaupt noch nicht beschrieben, sondern schon die schwierige Erreichbarkeit der bestimmbaren Pflanzenteile, der Blüten, in den hohen Baumkronen bereitet große Probleme.

Das dunkle Untergeschoß der niedrigen Bäume, Sträucher und Kräuter ist keineswegs so undurchdringlich, wie es die Berichte der alten Entdeckungsreisenden schildern. Diese lernten die Wälder von den besiedelten Flüssen aus kennen und kamen zuerst in die Randzonen und die durch menschliche Eingriffe gestörten Waldteile, die wirklich durch umgestürzte Baumriesen, Lianen und jungen Aufwuchs schwer zu begehen sind. Der ungestörte tropische Regenwald jedoch ist relativ leicht begehbar.

Für Pflanzen ist das untere Stockwerk ein extremer Lebensraum, da nur 0,1 bis 1 oder 2% des Sonnenlichts den Waldboden erreichen. Diese starke Reduktion des Lichtes und seine spektrale Verände-

Abb. 5: Das dunkle Untergeschoß ist nicht undurchdringlich, der Boden von einer dünnen Blattstreu bedeckt

rung setzen die Assimilationsrate stark herab. Trotzdem ist das untere Stockwerk dicht mit Sämlingen der die Kronenschicht bildenden Baumarten besiedelt.

Die Zahl der krautigen Pflanzen ist geringer als die der Holzpflanzen. Die oberirdischen Teile der Kräuter bleiben eine unbestimmte Zeit am Leben und sind nicht an Jahreszeiten gebunden. Die krautigen Pflanzen können erhebliche Höhen erreichen und sogar in die untere Baumschicht hineinragen, z. B. die Bananen. Farne und *Selaginella*-Arten sind unter den Kräutern nicht selten. Wegen des geringen Lichtbedarfs können viele dieser Gewächse bei uns als Zimmerpflanzen gehalten werden, z. B. die *Begonia*-Arten.

Den schattigen Waldboden bedeckt nur eine dünne Blattstreu, da die herabfallenden Blätter, Blüten und Zweige laufend von pflanzlichen und tierischen Organismen abgebaut werden. Neben Termiten, Ameisen und Regenwürmern spielen hierbei die Pilze eine wichtige Rolle. Sie leben in symbiontischer Verbindung, die als Mykorrhiza bekannt ist, mit den Wurzeln der Pflanzen, von denen sie insbesondere Zucker und stickstoffhaltige Stoffe beziehen und denen sie die aufbereiteten Mineralsalze liefern, so daß beide Partner dabei Vorteile haben.

Diese Symbiose zwischen den Bäumen und einem ausgedehnten Geflecht von Pilzhyphen ist für die Ernährung des Waldes von ungeheuerer Bedeutung. Infolge der Tatsache, daß die tropischen Böden seit vielen Millionen Jahren der Verwitterung ausgesetzt waren, sind sie extrem nährstoffarm. In den Tropen ist die chemische Verwitterung besonders stark. Im Vergleich zu kühleren Gebieten wird Silizium viel stärker als Eisen- und Aluminiumoxid ausgewaschen. Hierdurch kommt es zu einer relativen Anreicherung dieser Oxide, die sich in rötlicher oder gelblicher Farbe des Bodens äußert. Die Nähr-

salze sind infolge dieser langen Verwitterung zum großen Teil ausgewaschen. Der Rest befindet sich in der pflanzlichen Biomasse und wird durch die Mykorrhiza auf die oben bezeichnete Weise für den Kreislauf im Ökosystem erhalten.

Das Wurzelsystem ist dementsprechend sehr flach ausgebildet, weil nur in der obersten Schicht Nährstoffe zu holen sind.

Ein Teil der Nährstoffe wird auch durch das Regenwasser zugeführt. Für ihre Gewinnung ist die blattoberflächenreiche oberirdische Biomasse von Bedeutung, vor allem auch die Epiphyllen auf den Blättern und die Epiphyten, bei deren Absterben die aufgenommenen Nährsalze dem Gesamtkreislauf zugeführt werden.

Blühen und Fruchten

Auch beim Blühen und Fruchten zeigen sich eine Reihe von Anpassungen an das besondere Milieu und an die tierischen Partner des tropischen Regenwaldes.

Viele Arten kommen nur innerhalb großer Zeiträume zum Erblühen, oft nicht einmal jedes Jahr. Doch blühen gewöhnlich alle Individuen der gleichen Art eines Gebietes gleichzeitig. Dies erhöht die Möglichkeit einer Fremdbestäubung. Als Extremfall mit Blütezeiten in ca. 30 Jahren Abstand seien hier die Bambusarten genannt, in Südamerika der Gattungen *Chusquea* und *Merostachys*.

Da das Innere des Regenwaldes nur wenig Wind hat und durch das Dickicht von häufig nassen Blättern und Zweigen versperrt ist, sind die meisten Blüten auf die Bestäubung durch Tiere eingerichtet.

Abb. 6: Die roten Blüten der Fuchsien werden von Kolibris bestäubt

Damit diese in der tiefen Dämmerung, die in Bodennähe herrscht, die Blüten überhaupt finden können, sind diese durch leuchtende Farben oder durch starken Duft auffällig.

Viele Blüten werden durch Insekten, wie Käfer, Bienen, Fliegen, Tag- und Nachtschmetterlinge bestäubt. Sie besitzen Nektar und sind vielfach gelb, blau oder rot gefärbt. Die von nachtaktiven Schmetterlingen besuchten Blüten sind wohlriechend.

Viele Pflanzen sind auf die Bestäubung durch Vögel eingerichtet. Sie sind geruchlos aber bunt, oft rot oder orange. In Südamerika sind es die Kolibris, in Afrika die Nektarvögel, die auf der Suche nach dem Blütennektar die Bestäubung durchführen.

Pflanzen mit großen derben Blüten, oft kaulifloren, werden durch Fledermäuse bestäubt, die in der Nacht durch einen uns unangenehmen moderigen Geruch angelockt werden.

Samen und Früchte besitzen Verbreitungsmechanismen für die verschiedenen Arten der Ausbreitung. Bei Windverbreitung gibt es in seidigen Flaum verpackte (wollige) Samen, Flügeleinrichtungen verschiedenster Art oder Haarschirme, wie bei unserem Löwenzahn.

Doch werden auch hier die meisten Samen und Früchte durch Tiere verbreitet. Die Früchte sind fleischig, die Samen selbst hartschalig und widerstehen der Verdauung, so daß sie unversehrt den Darm passieren können. Früchtefresser leben, wie Affen, Tucane und Fledermäuse, in den Baumkronen, andere am Boden lebende Tiere, Tapir, Elefant und viele Nager, fressen die abgefallenen Früchte.

Andere Formen der Partnerschaft mit Tieren dienen dem gegenseitigen Schutz, dem Angebot von Nistplätzen für die Tiere und der Nährstoffversorgung der Pflanzen. Beispiele sind die Ameisenkammern bei den Cecropien und die Wasserbehälter der Bromelien, die ein kleines, in sich geschlossenes Ökosystem bilden und außerdem Wasser aufsuchende Tiere anlocken.

Wachstumszyklus

Der Wald ist einem ständigen Wandel unterworfen. Während einige Bäume wachsen, sterben andere ab, stürzen um und verrotten. Der Wachstumszyklus beginnt in einer neuentstandenen Waldlichtung; in der nächsten Phase wird diese durch heranwachsende Bäume geschlossen, die schließlich zu einem Altbestand aufwachsen.

Die Fläche, auf der sich dieser Zyklus abspielt, kann sehr verschieden groß sein. Sie ist nur klein, wo einzelne absterbende Bäume zusammenbrechen oder eine Baumgruppe durch eine Gewitterböe entwurzelt wird. Im karibischen Raum und auf den Philippinen werden häufig durch Wirbelstürme breite Schneisen in die Wälder geschlagen. In erdbebenreichen Gebirgsländern sind Bergrutsche nicht selten, bei denen große Lichtungen entstehen.

Auf den neuentstandenen kleinen Lichtungen können sich die schon vorhandenen Sämlinge und Jungpflanzen der Waldbäume rasch entwickeln. Sie sind hier gegen zu starke Einstrahlung geschützt und genießen die vorhandene hohe Luftfeuchtigkeit und die ausgeglichenen Temperaturen. Die Umweltbedingungen einer großen Lichtung könnten sie nicht überleben. Hier übernehmen Pionierpflanzen die Erstbesiedlung der Fläche. Sie sind kurzlebig, ihre Kronen lichtdurchlässig und ermöglichen den nachfolgenden Jungpflanzen der Folgegesellschaft das Aufwachsen. Die äußerlich sehr ähnlichen *Barteria-* und *Cecropia-*Arten in Afrika bzw. Südamerika sind bekannte Vertreter dieser Pioniere.

Einteilung der tropischen Regenwälder

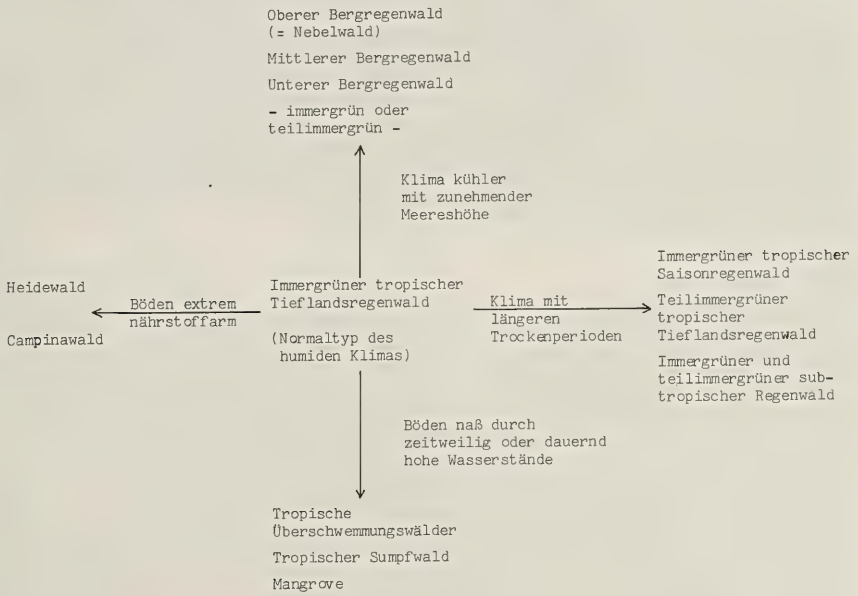
Die hier gegebene Beschreibung der Merkmale des tropischen Regenwaldes bezieht sich im wesentlichen auf das Kerngebiet ihrer Verbreitung mit dem geschilderten ausgeglichen warmen, regenreichen Klima auf Landböden; sie betrifft also den immergrünen tropischen Tieflandsregenwald des festen Landes (terra firme).

Solche Tieflandsregenwälder sind, zugleich als ausgedehntestes Vorkommen der Erde überhaupt, im Amazonasbecken verbreitet. In Südamerika findet man sie außerdem bei Niederschlägen über 10000 mm an der pazifischen Küste Columbiens, von wo sie sich über Mittelamerika bis Mexico erstrecken. Insgesamt liegen 56% der tropischen Regenwälder in Südamerika.

Afrika hat mit 18% den geringsten Anteil an den Regenwaldgebieten der Erde. Sie beschränken sich auf das Kongobecken und die Küstengebiete am Golf von Guinea. Außerhalb dieser Hauptregenwaldgebiete gibt es in Ostafrika kleinere Areale mit Bergregenwäldern und einen schmalen Streifen Tieflandsregenwald an der Ostküste von Madagaskar.

Auf die asiatischen Tropen entfällt ein Viertel (25%) der Wälder mit dem Zentrum im indo-malayischen Inselgebiet und Vorkommen an der Westküste Vorderindiens, in Hinterindien, im südlichen China und an der Nordostküste Australiens. Dieser Regenwald gehört zu den artenreichsten und üppigsten der Erde und ist besonders durch das Vorkommen der hochwüchsigen (60–80 m) und forstlich wertvollen, mit nahezu 400 Arten vertretenen, Dipterocarpaceen geprägt. Noch wertvolleres Nutzholz liefert der Teakbaum. Die *Dipterocarpus*-Wälder haben einen sehr ausgewogenen Stufenschluß, d. h. eine vertikale Gliederung aus verschieden hohen und alten Bäumen, die den Kronenraum gleichmäßig ausfüllt.

Zum tropischen Regenwald im weiteren Sinne gehören aber auch von diesem Normaltyp abweichende Wälder, die durch kühleres Klima der Berglagen, durch ausgedehntere Trockenzeiten, durch Wirkungen des Bodenwassers oder durch extreme Nährstoffarmut bedingt sind (vgl. Schema).



Tropische immergrüne und teilimmergrüne Bergregenwälder

Mit zunehmender Meereshöhe nimmt die Temperatur ab, dagegen steigen die Niederschlagsmengen zunächst an, um dann erst in größeren Höhen wieder geringer zu werden. Bei gleicher Humidität nimmt die relative Luftfeuchtigkeit wegen der abnehmenden Temperaturen mit steigender Meereshöhe zu. In den oberen Lagen äußert sich das durch ständigen Nebel, weshalb man hier auch vom Nebelwald spricht.

In den tropischen Anden Südamerikas, die bis über 6500 m aufragen, unterscheidet man gewöhnlich 3 Höhenstufen des tropischen Bergregenwaldes:

Oberer Bergregenwald	= Cejawald und -gehölze
Mittlerer Bergregenwald	= oberer Yungaswald, obere Montaña
Unterer Bergregenwald	= unterer Yungaswald, untere Montaña

Abb. 7: Mittlerer Bergregenwald in den bolivianischen Anden

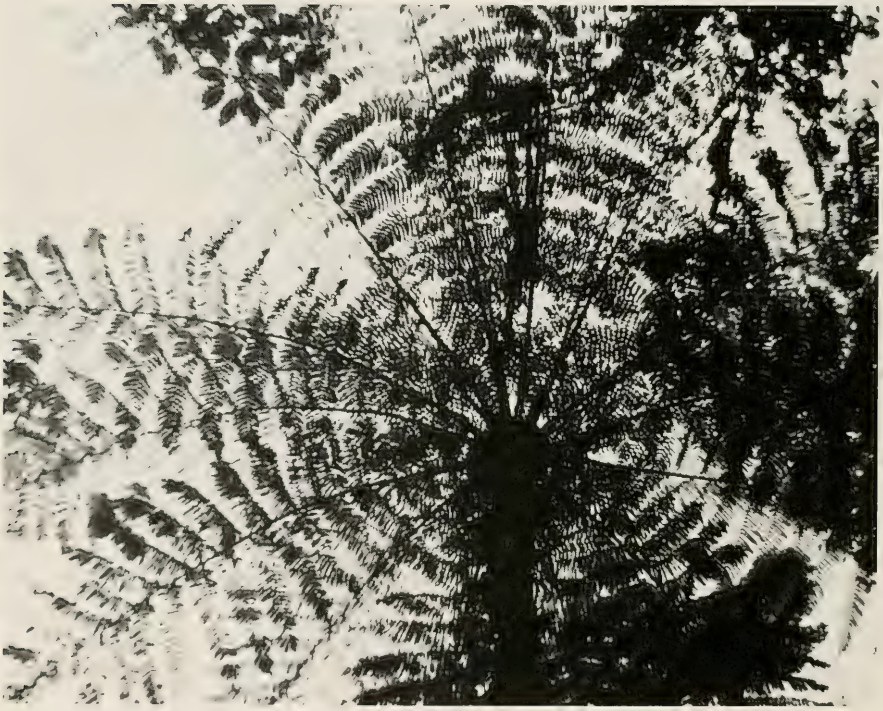


Abb. 8: Für die höher gelegenen Bergregenwälder sind Baumfarne charakteristisch

Als Nebelwald werden der obere und Teile des mittleren Bergregenwaldes bezeichnet.

Der untere Bergregenwald unterscheidet sich kaum vom tropischen Tieflandsregenwald, in den er bei 400 bis 800 m Höhe allmählich übergeht. Er reicht bis 2000 m Meereshöhe, hat Jahresmitteltemperaturen zwischen 15° und 23° C und 2000–5000 mm Niederschlag. Dementsprechend ist er zunächst auch ähnlich strukturiert wie der Tieflandsregenwald, doch nehmen allmählich die hochstämmigen Palmen ab und auch die Cecropien treten zurück. Statt dessen erscheinen mehr Baumfarne und andere hygromorphe Arten, und epiphytischer Bewuchs aus Farnen, Bromelien und Orchideen tritt auffallend stark in Erscheinung.

Von 2000 bis 2800 m Meereshöhe reicht der mittlere Bergregenwald mit 10° bis 17° C und 1000–2500 mm Niederschlag. Dieser ebenfalls noch artenreiche Wald hat nun keine Palmen und Cecropien mehr; dafür sind die Baumfarne charakteristisch, die in dieser Stufe den Schwerpunkt ihrer Verbreitung haben. Zu den phanerogamen Epiphyten treten jetzt zahlreiche Moose und Flechten, die Äste und Zweige dick ummanteln.

Im Bereich geringerer Niederschläge mischen sich dem immergrünen Bergregenwald laubabwerfende Bäume bei. Gewöhnlich entsteht dabei ein Standortsmosaik, bei dem die immergrünen Baumarten auf Schatthängen oder in Hangmulden überwiegen, während die laubabwerfenden Bäume sich auf den Hangrücken ausbreiten.

Abb. 9: Im Oberen Bergregenwald sind Äste und Zweige von dichten Moospolstern besetzt

Der obere Bergregenwald liegt zwischen 2800 und 3500 m und reicht gelegentlich auch bis 4000 m Meereshöhe. Die Temperatur ist mit 4–12° C schon niedrig, geringe Fröste treten auf und die Niederschläge sinken unter 1000 mm. Ein Teil davon kann nachts als Schnee fallen, der aber nur kurze Zeit liegen bleibt. Mehr noch als im mittleren Bergregenwald sind hier Wolken verbreitet. Es ist wenigstens nachmittags ständig neblig. Die hohe Luftfeuchtigkeit bewirkt noch stärkeren Epiphytenbewuchs. Die

Bäume bleiben niedriger und gehen allmählich in Krummholz und Gebüsch über. Das Laub ist kleinblättrig und derb. Bemerkenswert ist das Vorkommen von Nadelbäumen der Gattung *Podocarpus*, von denen eine Art, *Podocarpus rospigliosii* sogar Baumhöhen von 40 m erreichen kann.

In Bachtälern kommen Erlenbestände vor, die an europäische Situationen erinnern.

Seltener im Anschluß an die obere Waldgrenze, vielmehr meist von ihr abgesetzt, treten Wäldchen der Rosaceen-Gattung *Polylepis* auf, die aber nicht mehr zum tropischen Regenwald zählen und deshalb hier nicht besprochen werden sollen.

Tropische Bergregenwälder kommen auch in den anderen Erdteilen vor. In Afrika sind es vor allem die zentral- und ostafrikanischen Vulkanmassive, die tropischen Nebelwald zwischen 2000 und 3000 (3500) m Höhe tragen. Sie sind ähnlich strukturiert wie die südamerikanischen, haben zahlreiche Baumfarne und ebenfalls *Podocarpus*-Arten. Sie sind vom Kilimandscharo und Mt. Kenya beschrieben worden.

Im asiatischen Raum finden wir Bergregenwälder auf fast allen größeren malayischen Inseln. Beschreibungen aus Java nennen viele epiphytische Orchideen und Bärlappe, Moosfarne *(Hymenophyllum)*, Moose, Lianen und auch wieder Baumfarne. Koniferen verschiedener Gattungen unterscheiden sie von den Bergregenwäldern der anderen Erdteile, mit denen sie das physiognomische Bild aber gemeinsam haben.

Schließlich gibt es auch im nordostindischen Himalayagebiet Bergregenwälder in Höhenlagen zwischen 3000 und 4000 m.

Tropische und subtropische Regenwälder mit längeren Trockenperioden

Bei sehr hohen Niederschlägen von 2500–3000 mm kann sich der immergrüne tropische Tieflandsregenwald auch dann noch halten, wenn die Dürrezeit weniger als 2–2,5 Monate beträgt. Die Niederschlagsabnahme und -periodizität nimmt, entsprechend dem Sonnenstand, mit wachsender Entfernung vom Äquator zu. Die Gliederung in Regen- und Trockenzeit ist besonders ausgeprägt in den Monsungebieten Asiens und den Passatregionen in Afrika und Südamerika. In den Wäldern zeigt sich schon eine gewisse Jahresperiodizität in Blattabwurf und Austrieb. Der hierdurch bedingte immergrüne tropische Saisonregenwald ist diesen Bedingungen angepaßt. Eine noch relativ kurze Trockenperiode sorgt für die zeitliche Gleichschaltung des Laubfalls. Das Ergrünen der Kronen verläuft sehr rasch. Physiognomisch ist dieser Wald vom immergrünen tropischen Regenwald kaum zu unterscheiden. In seiner Wuchsleistung ist er etwas weniger produktiv. Er ist auch gegen die trockeneren teilimmergrünen tropischen Tieflandsregenwälder schwer abzugrenzen.

Der Saisonwald kommt in allen Erdteilen als Übergangsgesellschaft zwischen den immergrünen und den teilimmergrünen tropischen Tieflandsregenwäldern vor. In Afrika umschließt er den immergrünen Regenwald von allen Seiten, ähnlich verhält er sich im Amazonasbecken Südamerikas. SCHMITHÜSEN rechnet auch den brasilianischen Küstenregenwald zum immergrünen Saisonwald. Dieser von der NO-Ecke Brasiliens über Rio de Janeiro bis nördlich Porto Alegre in einem schmalen Streifen verbreitete Wald verdankt seine Existenz der hohen Luftfeuchtigkeit und den reichlichen Niederschlägen (1800–2000 mm), die von den Seewinden herbeigebracht werden. Das Jahresmittel der Temperatur liegt je nach Breitengrad bei 18–24° C und ist wegen der Meeresnähe sehr ausgeglichen.

Er gliedert sich in den Saisonwald der Küstenebenen und den des Küstengebirges, wo er bei stark ansteigenden Niederschlägen in höheren Lagen von Wolken- und Nebelwäldern abgelöst wird. Die Wälder machen mit der Fülle der Arten und ihrem Orchideenreichtum einen ungewöhnlich üppigen Eindruck. Brettwurzeln treten zurück; Baumfarne und unterständige Palmen, unter ihnen *Euterpe edulis*, charakterisieren diesen 30–35 m hohen Wald. Wenn auch physiognomisch eine große Ähnlichkeit mit entsprechenden Wäldern des Amazonasbeckens gegeben ist, so ist die Artenzusammensetzung doch recht verschieden.

Abb. 10: Unterständige Palmen *(Euterpe)* charakterisieren den immergrünen Saisonwald des brasilianischen Küstengebirges (aus SEIBERT, 1983)

Bei abnehmenden Niederschlägen und Trockenzeiten von 2–5 Monaten wird der immergrüne Saisonwald vom teilimmergrünen Tieflandsregenwald abgelöst. Viele Bäume werfen in der Trockenzeit für längere Dauer ihr Laub ab. Das gilt vor allem für die Bäume der oberen Schichten, während im Unterwuchs die Bäume ihre Blätter behalten. Je nach der Dauer der Trockenzeit kann der Anteil der immergrünen sehr unterschiedlich sein, so daß man feuchte Wälder mit hohem Anteil von immergrünen von trockenen mit geringem Anteil unterscheiden kann. Die Struktur einschließlich der Schichtung ist ähnlich wie bei den immergrünen Wäldern, doch ist die Artenzahl geringer. Bäume mit wasserspeichernden Stämmen kommen vor; Brettwurzelbildung und Kauliflorie treten zurück. Dagegen sind Lianen und Epiphyten reich vertreten. Träufelspitzen sind hier wie auch im Saisonwald häufiger als beim immergrünen tropischen Tieflandsregenwald. Es treten mehr Sträucher auf, auch krautige Pflanzen sind stärker entwickelt. Die Wälder sind reich an Bäumen mit großen und leuchtenden Blüten, die sie vor der Regenzeit öffnen.

Die Passatwälder Südamerikas liegen vor allem in Columbien und Venezuela und werden hier als Alisio-Wälder bezeichnet. Sie reichen nach Norden bis Mittelamerika.

Vergleichbare teilimmergrüne tropische Tieflandsregenwälder sind in Afrika als Passatwälder nördlich und südlich der echten Regenwälder verbreitet, in einem schmalen Streifen auch an der Ostküste

Abb. 11: Im teilimmergrünen Tieflandsregenwald wechseln immergrüne mit laubabwerfenden Bäumen ab

Abb. 12: Auch die subtropischen Regenwälder sind vielschichtig aufgebaut und reich an Lianen und Epiphyten (aus SEIBERT, 1983)

Tansanias und Südafrikas. In Asien erstrecken sie sich über die Monsungebiete von Vorderindien, Burma, Thailand und Java.

Bei noch längerer Trockenzeit werden die teilimmergrünen tropischen Regenwälder durch xeromorphe Trockenwälder abgelöst, die aber hier nicht mehr zu behandeln sind.

Wo mit noch weiterer Entfernung vom Äquator zur Periodizität der Niederschläge auch größere jahreszeitliche Schwankungen der Temperatur hinzukommen, wo das tropische Tageszeitenklima von einem Jahreszeitenklima abgelöst wird, finden wir immergrüne und teilimmergrüne subtropische Regenwälder bei Jahresmitteltemperaturen von 16–19° C und durch den Sonnenstand bedingten Sommerregen. Jahresniederschlag 1000–1600 mm.

Physiognomisch sind diese Wälder von den entsprechenden der Tropen kaum unterschieden; nur wenn Nadelbäume auftreten, ergibt sich ein verändertes Bestandsbild. Sie sind oder besser waren in Süd-Brasilien weit verbreitet und sollen an einem Beispiel aus dem Iguazu-Nationalpark erläutert werden.

Die Wälder sind heute 25–30 m hoch, waren aber früher von einzelnen bis 40 m hohen Überständern überragt. Sie haben viel Unterholz, Lianen und Epiphyten, Baumfarne sind häufig, vereinzelt kommen Palmen vor: *Arecastrum romanzoffianum.*

Im südbrasilianischen Bergland von 500–1300 m Höhe gesellen sich dem subtropischen Regenwald Nadelbäume der Gattung *Araucaria* zu. Diese Baumart übernimmt hier, gemeinsam mit Laubbäumen die Rolle der Überständer und ist in dem gezeigten Profil bis 40 m hoch.

Subtropische Regenwälder fehlen in Afrika. In Asien gibt es relativ kleine Vorkommen in Südchina, an der Westküste Taiwan's, der Ostküste Australiens und an der Nordspitze von Neuseeland.

Tropische Überschwemmungs-, Sumpf- und Mangrovenwälder

Zeitweilig oder dauernd hohe Wasserstände bewirken die Ausbildung eigener Waldtypen. Es können Überschwemmungswälder, Sumpfwälder oder Mangrovenwälder sein.

a) Überschwemmungswälder

Zum Verständnis der Überschwemmungswälder muß etwas über die Eigenarten der tropischen Flüsse gesagt werden.

In den tropischen Tiefländern unterscheidet man Weißwasser- und Schwarzwasserflüsse. Weißwasser ist „normales" Flußwasser, das aus vielen Quellen gespeist wird und durch suspendierte Partikel getrübt ist. Darum ist die Sichttiefe nur gering und beträgt höchstens 60 cm. Die meisten großen tropischen Tieflandströme führen Weißwasser, das nährstoffreich und basenhaltig ist. Die hohe Geschiebeführung bedingt eine breitflächige Sedimentation mit Herausbildung von Inseln und Uferwällen, die Hauptstandorte der Várzea-Wälder sind.

Schwarzwasser ist durch gelöste Humusstoffe tief-teebraun und hat eine Sichttiefe bis 3 m. Es kommt aus Sumpfwäldern, deren enormes Wurzelsystem so stark Sauerstoff verbraucht, daß es den humusbildenden Organismen nicht mehr möglich ist, Humus normaler Art zu bilden. Es entstehen nur noch die Vorstufen des echten Humusmoleküls, die im Gegensatz zu diesem löslich und für die braune Farbe des Wassers verantwortlich sind. Das Wasser ist sauerstoffarm und sauer. Infolge fehlender Mineralsalze ist es sehr arm an Nährstoffen und ähnelt fast dem Regenwasser. Infolge Überwiegens der Erosion sind die Inseln langgestreckt, es gibt keine Uferwälle, sondern weißen Sandstrand; der Igapó genannte Überschwemmungswald füllt das Flußtal ganz aus.

Die Wasserspiegelschwankungen der tropischen Tieflandsflüsse sind gewaltig. Am Amazonas bei Manaus betragen sie bis 15 m. Bei Hochwasser sind weite Flächen überschwemmt und man kann mit dem Kahn zwischen den Baumkronen herumfahren. Die enorme Gewalt des Hochwassers wird auch bei den Wasserfällen sichtbar, wie beispielsweise an den Iguazú-Fällen.

Abb. 13: Im Igapówald und -gebüsch sind weite Flächen von Wasser bedeckt (aus SEIBERT, 1983)

Die Várzea-Wälder sind am ausgedehntesten im Amazonasbecken entwickelt, wo sie im Wechsel mit nassen oder flutenden Graswiesen das 20 bis 100 km breite Überschwemmungsgebiet des Flusses bedecken.

Diese Wälder sind bei weitem nicht so reich an Baumarten wie die der Terra firme, bedingt wohl durch die Überschwemmungen als einseitigem und gleichmachendem Standortsfaktor. So sind sie auch über große Gebiete sehr homogen. Die Baumhöhen erreichen 40–45 m. Die Flußufer haben häufig, wie bei uns, eine Randzone aus Weichhölzern, die hier von *Cecropia*-Arten gebildet wird. In ruhigen Buchten entfalten sich Bestände der *Victoria regia*.

In den Igapós entwickelt sich ein Wald, der deutlich vom Várzea-, aber auch vom Terra firme-Wald unterschieden ist. Schon auf den ersten Blick ist er weniger üppig und hoch und hat, wenn nicht überhaupt Wasser den Boden bedeckt, nur dürftigen Kraut- und Graswuchs. Neben hochstämmigen Wäldern gibt es auch Igapó-Gebüsch.

Überschwemmungswälder besonderer Ausbildung sind auch im Kongogebiet weit verbreitet.

b) Sumpfwälder

Schon ein Teil der Igapówälder kann als Sumpfwald aufgefaßt werden. Aber auch außerhalb der Flußgebiete gibt es in Niederungen richtige Sumpfwälder, die unseren Erlen-Bruchwäldern entspre-

Abb. 14: Sumpfwälder tragen oft reine Palmenbestände

Abb. 15: Die Atemwurzeln der Mangrove sind häufig als Stelzwurzeln ausgebildet

chen und ständig naß sind. Hier kann es auf sauren Standorten zur Torfbildung kommen, so daß man von echten Moorwäldern sprechen darf. Sumpfwälder in Südamerika tragen oft reine Palmenbestände, die mit Röhrichten und Wasserpflanzengesellschaften abwechseln.

Sehr ausgedehnt sind die Sumpf- und Moorwälder der indonesischen Inseln, die im Bereich armer Standorte im Kontakt mit Heidewäldern vorkommen. Fagaceen mit unterschiedlicher Beimischung von Koniferen bilden hier den Waldbestand.

c) Mangrove

Die Mangrove wird aus 20 m hohen Wäldern bis niedrigen Gebüschen gebildet, die im Salz- und Brackwasser der Küsten aller tropischen Länder wachsen. Diese siedeln auf den schlammigen Böden im Mündungsbereich der Flüsse oder an der Küste im Schutz vorgelagerter Inseln. Die offene Küste vermeiden sie, weil sie den Wellenschlag nicht vertragen. Das Wasser ist brackig, sauerstoffarm und enthält Schwefelwasserstoff.

Die Mangrove besiedelt und befestigt nur bereits gebildetes Land und beteiligt sich an der Erhöhung der Bänke, die durch anorganische Sedimentationsvorgänge gebildet sind.

Durch die Gezeiten bedingt schwankt der Wasserspiegel stark, so daß bei Hochwasser nur die Baumkronen herausragen. Bei Niedrigwasser sieht man die Atemwurzeln. Diese sind entweder als Stelzwurzeln oder als spargelförmig aus dem Boden herausragende Wurzeln ausgebildet.

Die Mangrovepflanzen sind obligate Halophyten. Sie speichern im Zellsaft viel Kochsalz und sind blattsukkulent. Das aufgenommene Salz wird von den Blättern entweder wieder ausgeschieden und dann vom Regen abgewaschen; bei anderen Arten wird es erst mit dem alten Laub abgeworfen. *Rhizophora* hat interessante vivipare Samen.

Die verschiedenen Arten sind in bestimmter Weise zoniert. Das ist nicht nur durch die Höhe der Überschwemmung bedingt, sondern auch durch den Salzgehalt des Bodens, der wegen der Verdunstung bei Niedrigwasser landwärts höher ist.

Die Mangrove erträgt keinen Frost und ist deshalb am besten in den feuchten Tropen entwickelt, reicht aber an manchen Küsten bis über die Wendekreise hinaus, nach N bis über 30° N in der Karibik (Bermuda), am Roten Meer und in Süd-Japan, nach S bis 33° S in Südafrika, um Australien herum (38° S) und bis zum nördlichen Neuseeland. In Südamerika gelangt sie am Atlantischen Ozean bis 28° S, am Pazifischen dagegen wegen des kalten Humboldtstromes nur bis 4° S.

Die Mangrove des Indischen und Pazifischen Ozeans ist floristisch reicher als die sog. westliche Mangrove des Atlantischen Ozeans.

Heide- und Campinawälder extrem armer Böden

Bei der Besprechung des immergrünen tropischen Tieflandsregenwaldes hatten wir schon erfahren, daß seine Böden nährstoffarm sind. Es gibt in den Tropen aber noch ärmere Standorte, nämlich Podsole wie bei uns in der temperierten Zone. Diese Podsole sind völlig ausgewaschene weiße Sandböden. Es gibt humusreiche Ausbildungen, sogar mit Rohhumus, und andere, die weniger Humus haben. Letztere sind nach Regenfällen lange Zeit naß, so daß wegen Sauerstoffmangels nur die Vorstufen der Humusbildung entstehen, die wasserlöslich sind und in Grund- und Sumpfwasser abwandern.

Solche Böden tragen im Amazonasbecken die Campinawälder, deren geschlossene Ausbildungsformen auch amazonische Caatinga genannt werden.

Diese Wälder sind immergrün und haben hartes, lederiges Laub. Man unterscheidet die hohen Campinawälder (Bäume 20–30 m hoch) und die niedrigen, die nur 7–8 m, mit einzelnen Exemplaren auch 12–13 m hoch werden. Gerade bei diesen findet sich nur schwacher Bewuchs auf weißen Sandböden, stellenweise mit dünner Auflage von schwarzem Humus. Die ganz armen offenen Ausbildungen, in Brasilien als eigentliche Campinas bezeichnet, stehen den Savannen der Campos Cerrados nahe, mit denen wir aber aus dem Bereich der tropischen Regenwälder herauskommen.

Als Formation durchaus mit diesen Wäldern vergleichbar sind die Heidewälder, die vor allem von Borneo gut beschrieben sind.

Der Heidewald mit Dipterocarpaceen entspricht bei Baumhöhen von 30–35 m den hohen amazonischen Campinawäldern und hat grauweiß-sandige Podsole mit Tongehalt; der nur 8–12 m hohe Heidewald mit der Konifere *Dacrydium* kann mit den niedrigen amazonischen Campinawäldern verglichen werden. Auch diese Wälder sind nach Regen oft staunaß und trocknen dann um so extremer aus, je flachgründiger sie sind. Sie werden dann offen wie die Cerrados.

Ich hoffe, daß es mir gelungen ist, Ihnen mit meinem Vortrag über die Vegetation tropischer Wälder, ihre charakteristischen Merkmale und ihre standörtlich bedingten Abwandlungen einen Eindruck von der überwältigenden Vielfalt der tropischen Pflanzendecke vermittelt zu haben, und darf nun den Platz hier für die Besprechung der Tierwelt des tropischen Regenwaldes freimachen.

Anschrift des Autors:
Prof. Dr. P. Seibert, Lehreinheit Vegetationskunde,
Forstwissenschaftliche Fakultät der Universität München,
Schellingstr. 14, D-8000 München 40

SPIXIANA	Supplement 10	35–45	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

Die Tierwelt des tropischen Regenwaldes

Von J. H. **Reichholf**

Zoologische Staatssammlung, München

Der tropische Regenwald beherbergt die größte Artenvielfalt von allen Lebensräumen der Welt. Neueste Schätzungen gehen von mehr als 30 Millionen Arten aus. Nur ein geringer Bruchteil – weniger als eine Million – ist davon derzeit bekannt. Diese Artenfülle steht im Kontrast zur geringen Zahl von Individuen, die sich pro Flächeneinheit finden. Sie machen kaum ein Promille der Pflanzenbiomasse aus.

Der tropische Regenwald zeigt sich daher ausgesprochen tierarm im Vergleich zu den Steppen und Savannen. Die Tierwelt ist aber dennoch keineswegs unbedeutend für das Regenwald-Ökosystem. Vielmehr greifen die Arten, insbesondere die Insekten, an verschiedenen Stellen ganz entscheidend in die Regulationssysteme ein. Sie tragen offenbar in hohem Maße zur Erhaltung der Diversität bei.

Das reichhaltige Artenspektrum ergibt sich aus drei Hauptkomponenten: der Vielfalt symbiontischer Beziehungen, der hohen Strukturiertheit des Waldes und der mikrogeographischen Aneinanderreihung der Artareale mit geringerer Überlappung, als in den gemäßigten Breiten.

Von den Umweltfaktoren erweisen sich Temperatur (Tropen) und Wasserversorgung (hohe Niederschläge) als optimal für die Existenz der meisten Arten. Kritisch wird dagegen vielfach die Nährstoffversorgung. Die Tiere des tropischen Regenwaldes lassen sich daher als besonders effiziente Nutzer knapper Ressourcen, als Teil eines vieldimensionalen Filtersystems für Nährstoffe verstehen. Daraus ergibt sich sowohl die Armut an Großtieren, als auch die Schwierigkeit für den Menschen, auf Dauer im tropischen Regenwald zu leben. Die Evolution des Menschen setzte höchstwahrscheinlich im Übergangsfeld zur Savanne, nicht im Regenwald selbst ein.

1. Klimax des Artenreichtums der Landtierwelt

Wieviele Tierarten leben gegenwärtig auf der Erde? Auf diese scheinbar simple Frage läßt sich bislang keine befriedigende, allgemein akzeptable Antwort geben. Denn die zweieinhalb Jahrhunderte intensiver Bestandsaufnahme am Artenbestand, die hinter uns liegen, reichen kaum dazu aus, die Größenordnung abzuschätzen, in welcher sich die Gesamtartenzahl der Tierwelt bewegen dürfte.

„Progressive" Schätzungen in den 50er Jahren nannten zwei bis drei Millionen (Simpson 1952); eine Zahl, die sich in den beginnenden 70er Jahren auf 8 bis 10 Millionen erhöhte. Gegenwärtig rechnet man nach Angaben der Royal Entomological Society of London damit, daß der Artenbestand mehr als das Zehnfache der Simpsonschen Schätzung betragen dürfte. Der größte Teil davon, nämlich an die 30×10^6 Spezies, dürfte im tropischen Regenwald existieren.

Der Artenreichtum nimmt vom Äquator polwärts rasch ab. Dieser unstrittige Befund ist – von einigen Ausnahmen abgesehen, auf die noch einzugehen sein wird – seit langem bekannt und als zoogeographisches Phänomen für viele Tiergruppen quantitativ gut erfaßt und abgesichert. Die Ursachen für diese auffällige Konzentration des Artenreichtums in den Tropen, insbesondere im Tieflandsregenwald, blieben dagegen bis in die jüngste Zeit den Tiergeographen verborgen. Erst die ökologische Erforschung der Lebensbedingungen in den Tropen (Fittkau 1973, Weischet 1977) ließ das Faktorengefüge erkennbar werden, welches den Artenreichtum reguliert.

So erwies sich die lange gehegte Annahme, die vom üppigen Wachstum des tropischen Regenwaldes suggeriert worden war, nämlich daß der hohe Artenreichtum der Tropen ein Ausdruck der besonderen Gunst der dortigen Lebensbedingungen sei, nicht bloß als Trug-, sondern als ein Fehlschluß. Dies zu begründen soll ein Schwerpunkt der Ausführungen über die Tierwelt des tropischen Regenwaldes sein.

Wenn aber die Lebensbedingungen vielleicht gar nicht so günstig sein sollten, wie sie vielfach angenommen werden, dann hat dies weitreichende Konsequenzen für die Nutzung des Artenreichtums. Hierzu erste, aber dennoch schon ganz brauchbar abgesicherte Anhaltspunkte zu geben, ist ein weiterer Schwerpunkt, der sich aus der Verknüpfung der Befunde zur Struktur und Dynamik der Lebensgemeinschaften, also der Ökologie, und der modernen Tiergeographie ergeben hat. Die quantifizierenden und analysierenden Methoden der stark ökologisch orientierten Tiergeographie (Mac Arthur 1972) ermöglichen die Ausarbeitung überprüfbarer Arbeitshypothesen, die für die Praxis von großer Bedeutung sein können. Doch ihre erfolgreiche Anwendung setzt voraus, daß der tropische Artenreichtum noch gut genug erfaßt wird, bevor die fortschreitende Waldzerstörung den größeren Teil davon vernichtet.

Wie stark die Artenzahl in Richtung Tropen zunimmt, mag das Beispiel der Vögel von Mittel- und Nordamerika illustrieren: Die vergleichsweise große Flächenausdehnung des nordamerikanischen Kontinents beeinflußt die Entwicklung des Artenreichtums weniger als die Annäherung an die Tropen. Der Zunahmetrend läuft davon fast unabhängig ab und erreicht die Höchstwerte der Artenzahlen im vergleichsweise winzigen Panama mit mehr als der doppelten Artenzahl pro Flächeneinheit im Vergleich zu den USA.

Bei weiterer Annäherung an den Äquator (und damit nach Südamerika hinein) verdoppelt sich die Artenzahl noch einmal und erreicht in Kolumbien, Peru und Brasilien Werte über 1500 Vogelarten. Diese Faunen umschließen rund 20% des Weltbestandes an Vogelarten. Und gerade in diesem Bereich werden immer noch neue Arten entdeckt und beschrieben. Abb. 1 veranschaulicht diesen Trend des Artenreichtums (Reichholf 1975 nach Daten von Mac Arthur & Wilson 1967), wie er für zahlreiche Tiergruppen typisch ist.

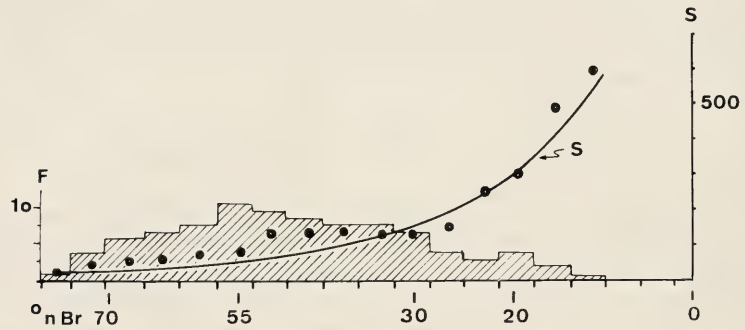


Abb. 1: Zunahme der Vogelarten in Richtung Tropen in Nordamerika. Die Artenzahl (S) wird nur vergleichsweise wenig von der relativen Flächengröße (F) des Nordamerikanischen Kontinents beeinflußt. – *Increase of bird species towards the tropics in North America. The number of species* (S) *is little influenced by the relative extent of the continental area* (F) *(shaded) of North America.* Abscisse: Angaben in Grad nördl. Breite / *degrees of northern latitude.* Nach MacArthur & Wilson 1967, umgezeichnet.

2. Grundstrukturen der Fauna tropischer Regenwälder

2.1 Allgemeines

So real der hohe Artenreichtum der Tropen ist, so irreal werden zumeist die Vorstellungen, die man sich davon macht. Die überschwenglichen Schilderungen von Naturforschern des 18. und 19. Jahrhunderts haben dieses falsche Bild ebenso mit verursacht, wie die populären Darstellungen in neueren Büchern, etwa in „Die Welt in der wir leben" oder im „Weltatlas des Tierlebens".

Dabei waren die Klassiker der Erforschung der Tierwelt der tropischen Regenwälder eher zurückhaltend. So schrieb Bates (1864), der Entdecker der Mimikry, über den Regenwald bei Manaus im Zentrum Amazoniens „An Vögeln und Insekten schien die Örtlichkeit arm zu sein. ... Oft legte ich die ganze Strecke von Barra (= Manaus) bis an den Wasserfall, ungefähr zwei Meilen auf dem Waldpfad, zurück, ohne einen Vogel zu sehen und zu hören, oder mehr als etwa ein Dutzend Lepidopteren oder Coleopteren zu finden." Ähnlich äußerte sich Wallace (1889), der Mitbegründer der Evolutionstheorie.

Jeder, der einen tropischen Regenwald erstmals betritt, wird diese Erfahrung machen: Der Wald wirkt arm an Tieren; in vielen Stellen mit geschlossenen Tieflandsregenwäldern sogar geradezu tierleer verglichen mit einem gut ausgebildeten, naturnahen Laubwald der gemäßigten Breiten.

So entsteht eine paradoxe Situation: Vom so phänomenal hohen Artenreichtum ist im tropischen Regenwald wenig oder nichts zu sehen – zumindest bei einem kurzfristigen Besuch. Dennoch sind beide Befunde zutreffend. Tatsächlich paart sich der hohe Artenreichtum mit einer ungewöhnlichen Individuenarmut. Oder, anders ausgedrückt, die Arten kommen nur in (sehr) geringer Bestandsdichte vor.

Der flüchtige Besucher kann daher die Vielfalt kaum erahnen, die in einem unberührten Regenwaldgebiet steckt. Anders als in der Steppe oder Savanne beeindrucken hier keine Großtierherden und Massenansammlungen. Letztere treten höchstens bei solchen, gewöhnlich wenig geschätzten Arten und Gruppen auf, wie etwa bei den Stechmücken oder Ameisen. Ansammlungen oder Gruppen von Vögeln und Säugetieren sind im Regenwald meist kurzzeitige Phänomene, die sich rasch wieder auflösen oder die weiterziehen, wenn es sich um sozial strukturierte Gruppen handelt.

Bei den Pflanzen verbergen sich diese Eigenschaften der Strukturierung der Lebensgemeinschaften hinter der Fassade konvergenter, den spezifischen Umweltgegebenheiten angepaßter Wuchsformen und -typen. Neuere Untersuchungen (Klinge 1983) zeigten, daß pro Hektar weit über 500 verschiedene Baumarten wachsen können, die folglich nur in geringer Bestandsdichte vorkommen. Die Situation bei den Pflanzen kann daher prinzipiell der Tierwelt analog betrachtet werden.

2.2 Wirbellose

Den weitaus größten Anteil am tierischen Artenspektrum im tropischen Regenwald stellen die Wirbellosen (Invertebraten). Ihre Artenzahl liegt durchschnittlich um den Faktor 10^3 pro Flächeneinheit höher als jene der Wirbeltiere. Den Gegensatz bilden die Savannen, in welchen die großen Weidegänger (Ungulaten) zusammen mit den Beutegreifern (Carnivoren) eine den Invertebraten entsprechende oder diese sogar beträchtlich übertreffende Biomasse aufbauen können (bis knapp 20 000 kg/km^2) und als Primärkonsumenten einen um den Faktor 3 größeren Anteil an der pflanzlichen Produktion konsumieren (1 g/m^2 gegenüber 0,37 g/m^2 der Invertebraten) als diese (Delany & Happold 1979).

Im tropischen Regenwald behalten dagegen die Invertebraten völlig konkurrenzlos auch im Hinblick auf die Biomasse ihre absolute Spitzenposition. Dennoch erreichen sie nur wenige Promille Biomasse-Anteil im Vergleich zur Pflanzenbiomasse.

Dieser Befund bestätigt den „tierarmen Eindruck", den der tropische Regenwald auf den ersten Blick hervorruft. Gemessen an den Individuenzahlen bestimmen – von Kleininvertebraten des Bodens abgesehen – zwei Insektengruppen in wohl den meisten der Ausbildungstypen des tropischen Regenwaldes das Bild der Wirbellosenfauna: die Ameisen und die Termiten. Hervorstechende Anpassungs-

typen darunter sind die Wander- und Treiberameisen, deren Heerscharen panikartige Zustände unter den Kleintierbeständen hervorrufen, da sie alle Organismen – von Raupen und Käfern angefangen, bis hin zu kleinen Wirbeltieren – zu überwältigen versuchen, die in ihre „Größenklassen" der Beute passen.

Wichtiger und für die Illustration der besonderen ökologischen Gegebenheiten im tropischen Regenwald aussagekräftiger sind jedoch jene Gruppen und Arten von Ameisen, die im weitesten Sinne Symbiosen mit Pflanzen eingegangen sind. Das vielleicht beste Beispiel bieten die Blattschneiderameisen (Attinae), deren „destruktive Tätigkeit" mancher Farmkultur die dauerhafte Existenz unmöglich machte. Das Besondere an diesen Blattscheiderameisen liegt in der genauen Art ihrer Ernährung. Sie schneiden die Blätter und anderes pflanzliches Material, um es in besonderen Kammern ihrer geräumigen unterirdischen Bauten in fein zerkautem Zustand dem Mycel von Pilzen zu „verfüttern". Diese Pilze wachsen auf dem Pflanzenbrei unter günstigen Temperatur- und Feuchtigkeitsverhältnissen und bei permanenter Nahrungsversorgung durch die Ameisen. Sie bilden Fruchtkörper, die sogenannten „Ambrosia-Körper", von denen allein sich diese Ameisen ernähren können. Die Blattschneiderameisen sind daher in größtem Umfang von ihren Pilzkulturen abhängig, während die Pilze selbst wohl recht und schlecht auch ohne die Kultur durch die Ameisen zu existieren vermögen, aber durch die pflegliche Versorgung erheblich besser gedeihen (Weber 1972).

In die grundsätzlich gleiche Richtung weist die Biologie der Termiten. Diese an Anzahl wie an Bedeutung für den Stoffhaushalt im Regenwald und in den Savannen den Ameisen kaum nachstehende Gruppe verlegt gewissermaßen ihre „Pilzgärten" in ihr Körperinneres. Symbiontische Mikroorganismen besorgen die Verdauung und „Aufwertung" des nährstoffarmen und ballaststoffreichen Holzes, welches sie zerbeißen und dadurch mechanisch aufarbeiten. Das macht die cellulose- und ligninhaltigen Substanzen für die Mikroorganismen leichter angreifbar, so daß es letztlich die Symbiosen mit den Mikroben sind, die den Ameisen und Termiten ihre so herausragende Stellung unter den Invertebraten, ja überhaupt in der Tierwelt des tropischen Regenwaldes verliehen und ermöglicht haben.

Zahlreiche Käfer folgen diesem Prinzip, darunter mit die größten und auffallendsten Arten. Mit ihrer Körpergröße reichen Goliath- und Herkuleskäfer sowie eine Reihe weiterer tropischer Großkäfer durchaus in den Grenzbereich zu kleinen Wirbeltieren hinein. Sie „erkaufen" aber ihre relativ große Körpergröße, die sie zweifellos mehr oder minder stark vom Feinddruck durch insektenfressende Vögel und Säugetiere entlastet, durch ungewöhnlich lange Entwicklungszeiten (über mehrere bis viele Jahre), die umgekehrt geringe Generationszeiten und langsame Umsatzraten in ihren Populationen bedeuten. Trotz ihrer Symbiosen mit Mikroorganismen können diese holzverwertenden Käfer nicht annähernd so schnelle Entwicklungsabläufe erzielen, wie Verwandte in den gemäßigten Breiten (wobei auch noch der Ausfall von winterlich-temperaturbedingten Ruhezeiten einzurechnen wäre).

Außerordentlich reichhaltige Artenspektren finden sich auch in den anderen Ordnungen der Insekten, insbesondere bei den Schmetterlingen und bei den Wanzen. Beide Gruppen nutzen die Pflanzen direkt und/oder indirekt. Die allermeisten Schmetterlingsraupen sind phytophag. Ihre Freßtätigkeit konzentriert sich auf die Blätter, also die photosynthetisch aktiven Organe der Pflanzen. Sie besitzen kauende Mundwerkzeuge, mit denen sie ihre relativ nährstoffreiche Nahrung zerkleinern.

Anders die Wanzen mit ihrer hemimetabolen Entwicklung. Bei ihnen saugen die Larven wie die Adulten (soweit es sich um Pflanzensauger handelt) am Saftstrom der Pflanzen. Diese Säfte sind reich an Zuckern, aber zumeist arm an Eiweiß und Stickstoffverbindungen. Die Folge davon ist, daß solche Pflanzensaftsauger oft erhebliche Mengen Saft durch ihren Körper schleusen müssen, um die notwendigen Mindestmengen an Stickstoff- und Phosphorverbindungen zu erhalten. Besonders die an den Wurzeln unterirdisch saugenden Wanzen und Zikaden brauchen daher nicht selten sehr lange zur Vollendung ihrer Entwicklung zum Vollinsekt.

Überraschend lange Lebensspannen von Entwicklungsstadien der Insekten, aber auch der Vollkerfe, führen zwangsläufig zu einer anderen Form der Auseinandersetzung mit der Umwelt, nämlich zum Problem des „lange-genug-Überlebens". Der Tropenwald steckt daher voller besonders bizarrer, auffallender oder unglaublich perfekt getarnter Insektenformen, die seit den Tagen der Sybille Merian

oder von Alexander von Humboldt weit über die Gruppe der Biologen hinaus die Menschen begeisterten oder ins Staunen versetzten.

Hierzu gehören beispielsweise auch die phantastischen Schillerfarben der Morpho-Falter, die ihre großflächigen Flügel je nach Einfallswinkel des Lichtes in den verschiedensten Blautönen aufblitzen oder vor dem Halbdunkel des Waldes optisch wieder verschwinden lassen können. An Abertausenden von Arten der Falter zeigt sich dieses Prinzip der Täuschung von Wirbeltier (Vogel-/Echsen-)augen.

Seit 100 Jahrmillionen läuft dieser Anpassungsprozeß größenordnungsmäßig. Er stellt ein Spannungsfeld zwischen den Pflanzen einerseits, auf die sich die Insekten einzustellen versuchen, und den Feinden der Insekten andererseits dar, denen sie zu entgehen versuchen müssen. Je länger die individuellen Lebensspannen, je geringer die Nachwuchszahlen pro Weibchen und je spezialisierter die Nahrungsansprüche werden, um so stärker tritt diese Auseinandersetzung mit den Feinden in den Vordergrund. Sie ist daher im Tropenwald quantitativ von erheblich größerer Wichtigkeit als in den Wäldern der gemäßigten und kühlen Zonen, auch als in Steppen und Savannen oder in Trockengebieten.

Aus der bloßen Tarnung, der Mimese, ging daher eine Entwicklung wohl mit Sicherheit schwerpunktmäßig vom tropischen Regenwald aus, für die es in den gemäßigten und kühlen Zonen nur verhältnismäßig wenige Ansätze gibt (Wickler 1967), die Mimikry. In ihr wird die Mimese geradezu umgekehrt und der sich „schützende" Organismus „versucht sich nicht zu verbergen, sondern auffällig zu machen". Diese anthropomorphisierende Kurzfassung mag den phylogenetischen Prozeß charakterisieren, der zur evolutionären Strategie wird, wenn eine Art es fertig bringt, in den Bannkreis einer durch eingelagerte Giftstoffe geschützten, anderen Art zu gelangen, mit der sie nicht unmittelbar oder nicht näher verwandt ist. Diese in ihrer speziellen Form auch als Bates'sche Mimikry bezeichnete Nachahmung einer giftigen, schlecht schmeckenden oder gefährlichen Tierart durch eine harmlose setzt voraus, daß es (1) Kamera-Augen sind, welche die Farb- und Zeichnungsmuster vor dem Beuteerwerb überprüfen, und (2) daß der (die) Nachahmer seltener als das Vorbild bleibt (bleiben). Nur dadurch kann verhindert werden, daß die Feinde eine noch bessere und präzisere Unterscheidung im Gegenzug entwickeln.

Die zweite Grundform der Mimikry, die Müller'sche Mimikry, schließt an letzterem Problem unmittelbar an (und führt hier zu den Übergängen zwischen den beiden Kategorien). Sie stellt den scheinbaren Zusammenschluß mehrerer verschiedener Arten unter einem einheitlich warnenden Muster dar, wobei alle Mitglieder dieses Mimikry-Komplexes mehr oder weniger giftig/ungenießbar oder wehrhaft sind. Dieser Zusammenschluß zu einem Musterkomplex, wie er etwa von stacheltragenden Hautflüglern, von giftigen Schlangen oder Wanzen wohl bekannt ist, verbreitert die schmale Basis der Individuen und senkt dadurch die Verluste durch „Lernen" (Probieren) durch die potentiellen Freßfeinde. Wie hoch der Selektionsdruck der Feinde selbst für solcherart geschützte Arten ausfällt, zeigt sich wiederum in der Häufigkeit, mit der diese Mimikry insbesondere bei den Insekten im tropischen Regenwald auftritt.

Zusammengefaßt läßt sich daher festhalten, daß die Invertebratenfauna des tropischen Regenwaldes u. a. durch folgende Eigenschaften gekennzeichnet ist, die als klare Tendenzen bei der quantitativen Sichtung des Artenspektrums hervortreten:

- hohe Artenvielfalt
- geringe Individuendichte
- hoher Anteil an symbiontischen Beziehungen
- hoher Anteil an Mimikry-Komplexen
- hohe individuelle Lebensdauern
- komplexe Sozietäten
- gehäuftes Auftreten verhältnismäßig großer Formen
- Nahrungsspezialisten
- geringe Mobilität/hohe Ortsbindung vieler Arten
- extreme Anpassungen an Sonderlebensräume

Letzteres mag das Beispiel des Kleinschmetterlings *Bradypodicola hahneli* illustrieren, dessen Raupen im Fell von Faultieren leben und die in feinen Rillen der Haare wachsenden Blaualgen als Nahrungsquelle nutzen.

Die aufgeführten Charakteristika können in diesem Zusammenhang keineswegs erschöpfend behandelt, ja nicht einmal gewertet werden. Sie sollen vielmehr erste Anhaltspunkte für wesentliche Unterschiede geben, die sich gegenüber der ungleich besser bekannten Invertebratenfauna von Wäldern der gemäßigten Breiten zeigen. Nach neueren Untersuchungen scheinen dagegen zwei weitere „Kennzeichen" nicht im anfänglich erwarteten Umfang zuzutreffen, nämlich daß die Invertebratenpopulationen im tropischen Regenwald weniger starke Bestandsschwankungen durchmachen als in den gemäßigten Breiten und asaisonal leben (Owen 1971).

Über die Populationsdynamik in jahreszeitlicher wie in langjähriger Hinsicht ist einfach noch viel zu wenig bekannt, um die Tropenwälder hinreichend sicher charakterisieren zu können.

Zusammenfassend läßt sich die Invertebratenfauna des tropischen Regenwaldes durch das mehr oder weniger starke Überwiegen der biotischen Komponente in der Auseinandersetzung mit der Umwelt charakterisieren. Je mehr sich die Lebensgemeinschaften von der feuchttropischen Umwelt entfernen, um so deutlicher tritt die abiotische Komponente, die Auseinandersetzung mit den unbelebten Umweltfaktoren hervor. Sie gewinnt überragende Bedeutung in den borealen, subpolaren und in den ariden Gebieten.

Die Vielzahl der Wechselbeziehungen der Organismen untereinander und das Eingebundensein in eine höchst differenzierte biotische Umwelt macht diese Regenwaldfauna daher auch besonders anfällig gegen Veränderungen. Diese Empfindlichkeit beruht zum Teil auf den geringen Populationsgrößen, aber zum größeren Teil doch wohl auf den Wechselbeziehungen in diesem komplexesten aller Landökosysteme. Das äußert sich auch in der Rolle, welche die Wirbeltiere hierin spielen.

2.3 Wirbeltiere

Wie bei den Wirbellosen sagen die reinen Artenzahlen zunächst noch wenig aus über die Strukturierung der Fauna. Erst ihre Relativierung bezüglich anderer Lebensraumtypen und ihr quantitativer Anteil an der gesamten Konsumenten-Gemeinschaft eröffnet einen Einstieg in das Verständnis der Bedeutung einzelner Faunenkomponenten. Vom aquatischen Lebensbereich abgesehen, der gerade in den Gewässern tropischer Tieflandsgebiete eine außerordentlich große Artenmannigfaltigkeit an Fischen aufweist (Lowe-McConnell 1969), beginnt die Wirbeltierfauna mit den Amphibien. Diese an der Basis der Landwirbeltiere stehende Gruppe erreicht ihre höchste Artenmannigfaltigkeit in den feuchten Tropen, insbesondere im tropischen Regenwald von Südamerika (Duellmann 1979). Dabei fällt der hohe Anteil von Arten auf, die sich mit Hilfe von zum Teil extrem wirksamen Giften gegen die Freßfeinde schützen („Pfeilgiftfrösche"), entsprechend auffällig gefärbt und gezeichnet sind, und die zudem über fast unglaublich erscheinende Anpassungen verfügen, die ihre Fortpflanzung vom Wasser weitgehend unabhängig machen. Der hohe Feinddruck im Wasser wird daraus ersichtlich. Andererseits zeigen diese Anpassungen, daß im tropischen Regenwald trotz seines hohen phylogenetisch-erdgeschichtlichen Alters nicht notwendigerweise nur die altertümlichen, ursprünglichen Formen überlebt haben, sondern daß entsprechende Gruppen, die hier ansonsten günstige Lebensbedingungen vorfinden (Wärme und Feuchtigkeit bei den Amphibien!), schnelle und weitreichende Evolutionsprozesse durchgemacht haben.

Eine ähnliche Situation findet sich bei den Reptilien (vgl. ebenfalls Duellmann 1979). Ihre Anpassungen an den tropischen Wald beschrieb schon Mertens (1948) und es werden immer noch neue, überraschende zutage gefördert. Die Artenzahl liegt hoch (relative Artendichte), aber die Häufigkeit bleibt zumeist mäßig bis gering, wenngleich erfahrene Spezialisten im Regenwald durchaus schnell und erfolgreich Schlangen oder Echsen zu finden vermögen (Owen 1983). Doch dies widerspricht nicht dem schon bei den meisten Insektengruppen gemachten Befunden, daß die Flächendichte der einzelnen Arten gering bleibt und selten Werte erreicht, wie sie von den gemäßigten Breiten geläufig sind.

Wichtige Kennzeichen sind wiederum die hohen Frequenzen von Mimikry-Komplexen. Besonders bekannt geworden ist die rot-schwarz-gelbe Ringelzeichnung der Korallenschlangen und ihrer Nachahmer, die lange Zeit Gegenstand von Kontroversen war (Wickler 1968). Tarnfarben treten auf der anderen Seite – nicht selten kombiniert mit der Fähigkeit zu raschem Farbwechsel – auf. Urtümliche oder extrem spezialisierte Formen leben und überleben im Regenwald, wie die Blindwühlen. Doch ihre Frequenz im Vergleich zu den Artenspektren anderer Lebensraumtypen erscheint nicht sonderlich auffallend.

Die im Vergleich zu den warmblütigen Vögeln und Säugetieren sehr geringe Grundumsatzrate des Stoffwechsels, die zumeist bei weniger als 20% liegt, stellt den vielleicht bedeutendsten Anpassungswert der Reptilienorganisationsstufe dar, weil sie erlaubt, mit ungleich weniger Nahrungszufuhr auszukommen, als Säuger und Vögel gleicher Körpergröße. Die konstant hohen Umgebungstemperaturen und die Möglichkeit, fast immer zusätzlich Sonnenwärme aufnehmen zu können, um bei Tage die Reaktionsbereitschaft (für die aktive Jagd nach Beute) hochzuhalten, begünstigen diese Strategie. Die Endothermie der höheren Wirbeltiere bringt dagegen keinen nennenswerten Vorteil unter diesen Lebensbedingungen, weil sie zu viel zusätzliche Energie kostet, ohne gegenüber den Reptilien/Amphibien entscheidende Vorteile zu bringen. Das ändert sich erst mit zunehmender Körpergröße (Säugetiere) und der Entwicklung der Flugfähigkeit (Vögel und Fledertiere).

Das evolutive Plateau der Vögel und Säugetiere, also der beiden Wirbeltiergruppen, die über eine konstant geregelte Körperinnentemperatur verfügen, bleibt im tropischen Regenwald reichlich unterrepräsentiert. Die Artenzahl der Vögel liegt zwar noch deutlich höher als in anderen Lebensräumen mit Spitzenwerten von knapp 500 Arten auf 0,6 km^2 (Bourliere 1983). Doch dies sind Ausnahmefälle. Meist bleibt die Artenzahl durchaus in Größenordnungen, wie sie auch aus Wäldern der gemäßigten Breiten bekannt sind (Reichholf 1980). Der wesentlichere Unterschied scheint in der geographischen Verteilung der Arten zu liegen. Im tropischen Regenwald wird die Zahl der Superspezies-Komplexe bildenden Artengruppen besonders hoch (Haffer 1974 und 1983), so daß die hohe Artenzahl insbesondere durch das kleingeographische Nebeneinander von Arten zustandekommt, die sich im Lebensraum unmittelbar nicht überlappen (also nicht sympatrisch und syntop leben!). Das gilt auch für zahlreiche Säugetierarten (Hershkovits 1977).

Größere Säugetierarten treten erheblich weniger auf, als in den tropischen Savannen und Steppen oder in den gemäßigten Breiten. Besonders die südamerikanischen Regenwälder sind ausgesprochen arm an Großsäugern. Die Mehrzahl der Arten konzentriert sich im Kronenbereich der Bäume (Hangler und Flugsäuger). Die Primaten spielen eine bedeutende Rolle als Früchteverwerter, Blattkonsumenten und Insektenesser. Doch ihre Biomasse bleibt selbst in den besten Gebieten weit hinter der Großsäuger-Biomasse tropischer Savannen zurück. Sie erreicht nur 1–12% der Werte dieser Lebensräume (Owen 1983).

2.4 Vielfalt durch Mangel

Fittkau (1973, 1983 u. a.) wies darauf hin, daß gerade die größte Artendiversität in Bereichen tropischer Regenwälder zu finden ist, die sich durch extremen Mangel an Nährstoffen auszeichnen. Die gesteigerte Artendiversität wirkt wie ein Filtersystem, das die Nährstoffe besonders effektiv im internen Kreislauf hält und Verluste minimiert. Anpassung an Mangel erscheint daher als hervorstechendstes Prinzip der Strukturierung der Artengemeinschaften – nicht nur in der Tierwelt, sondern auch bei den Pflanzen und bei der menschlichen Siedlungsdichte (Fittkau 1984). Das Fehlen oder die geringe Frequenz des Auftretens von Arten, wie der größeren Säugetiere, mit hohem Nährstoffbedarf zur Aufrechterhaltung der Innentemperatur, wird daraus ebenso verständlich, wie die Evolution vormenschlicher Primaten aus dem Grundstock afro-asiatischer Arten, die in Gebieten mit vulkanischen Böden (und entsprechend reicherer Nährstoffversorgung) leben. Die südamerikanischen Tropenwälder brachten keinen in der Größe den eigentlichen Menschenaffen (Pongiden) entsprechenden Affentyp hervor! In ihnen herrscht jedoch der größte Nährstoffmangel mit Mineralstoffwerten in den Gewässern, die aus dem Wald kommen, die unter jenen von Regenwasser liegen (Fittkau 1984).

Die zahlreichen Symbiosen erscheinen in diesem Zusammenhang geradezu als eine Überlebensnotwendigkeit, um insbesondere zur Mangelware Stickstoff (zur Eiweißsynthese) und zum Phosphor (zur Synthese der energetischen „Währung" der Lebensprozesse, zum ATP) zu gelangen. Mikroorganismen, die in der Lage sind, Luftstickstoff zu binden, nehmen daher zusammen mit Mykorrhiza-Pilzen an den Pflanzenwurzeln und Pilzen, die Holz zersetzen, Schlüsselpositionen in den Lebensgemeinschaften im tropischen Regenwald ein (Golley et al. 1975). Die Monopolisierung von Nährstoffen wird für viele Arten zur zentralen Überlebensstrategie, die sich in gesteigerter Lebensdauer, in effizienteren Fortpflanzungsprozessen und in schärferer Auseinandersetzung mit der biotischen Umwelt, insbesondere mit Feinden, Parasiten und Krankheiten äußert.

Der tropische Regenwald stellt daher mehr ein Refugium für hochgradige Spezialisten als für altertümliche (meist mit weniger lebenstüchtig gleichgesetzt!) Tierformen dar. Die hohe Artenvielfalt fügt sich in dieses Konzept ebenso nahtlos ein, wie ihre Anfälligkeit für Änderungen in den allgemeinen Lebensbedingungen, ihre geringe Populationsdichte und die geringe Nutzungsrate, die diese Arten vertragen.

Schließlich deutet das hohe Maß an kleingeographisch nebeneinander existierenden Arten (Haffer 1974, Reichholf 1980) darauf hin, daß die Artbildungsprozesse relativ jungen Datums sind. In der Tat konnte Haffer (1974, 1983 u. a.) sehr wahrscheinlich machen, daß die Areale der tropischen Regenwälder während des Pleistozäns starken Schwankungen ihrer Ausdehnung unterworfen waren. Durch Isolation der Arten in den Waldrefugien konnte es zu Differenzierungsprozessen oder zur Ausbildung neuer Charaktere kommen, die heute ein besonders komplexes Bild der Artenstruktur erzeugen, nachdem sich die Wälder wieder weitgehend geschlossen haben.

2.5 Komplexe Wechselbeziehungen

Feind-Beute-Beziehungen, Parasit-Wirt-Verhältnisse, Symbiosen oder Krankheiten verlieren unter den Lebensbedingungen des tropischen Regenwaldes nicht selten ihre klare, überschaubare Ausprägung. Sie machen komplexeren Wechselbeziehungen Platz, die sich nicht so leicht einer bestimmten Kategorie zuordnen lassen. Ein Beispiel soll dies verdeutlichen:

In der südbrasilianischen Serra do Mar, dem Randbereich des tropischen Regenwaldes im südöstlichen Südamerika, kommt eine zu den Mimosen gehörende Baumart vor, die *Mimosa bracaatinga,* in deren Rinde eine Schildlaus schmarotzt. Der geringe Eiweißgehalt des Saftstromes zwingt die Schildläuse, einen Überschuß an Saft aufzunehmen. Der größte Teil davon muß nach außen abgegeben werden. Dies geschieht über einen mehrere Zentimeter langen, hohlen Wachsfaden, der über die Rinde hinausragt und den zuckerhaltigen Saft abtropfen läßt. Die Schildlausaktivität ist besonders im Winter hoch, wenn die Bracaatinga die Blüte vorbereitet. In dieser Zeit finden sich im Bergregenwald der Serra kaum noch Blüten, die für Insekten oder Kolibris als Nektarquelle in Frage kämen. Dennoch überwintern in den Vorkommensgebieten der Bracaatinga Kolibris verschiedener Arten und wandern nicht auf die blütenreicheren Küstenebenen hinunter. Sie ernähren sich vielmehr nahezu ausschließlich von den Zuckersafttropfen, die die Schildläuse abgeben, und auch von den Kleininsekten, die davon angelockt werden. Sie konkurrieren dabei mit Ameisen und Wespen, welche ebenfalls den Zuckersaft („Honigtau") auflecken. Größere Wespen werden wie andere Kolibris verfolgt und verjagt. Die regelmäßige Nutzung der Zuckersafttropfen verhindert, daß die dünnen Wachsfäden umknicken und verkleben, weil sich am Stamm rasch Bakterienrasen ausbilden. Die Schildläuse können dadurch besser Saft saugen. Trotz des durch mehrere Dutzend Schildläuse pro 10×10 cm Rinde verursachten Verlustes für den Baum scheint die Nutzergilde nicht so ganz einseitig zu stehen. Denn die Mimose erhält sich in konzentrierter Weise blütenbestäubende Insekten und Kolibris in ihrer unmittelbaren Umgebung, wenn diese normalerweise fehlen würden. Damit sichert sie eine effiziente Bestäubung zur Zeit ihrer frühen Blüte in diesen Bergregenwäldern. Komplexe Beziehungen lassen sich daher auch nicht mit dem aus der landwirtschaftlichen Produktion in den gemäßigten Breiten übernommenen „Nutzen-Schaden"-Konzepten bewerten. Eine Ausschaltung der Schildläuse, die auf den ersten Blick vielleicht geboten erschiene, könnte daher für den Baum auf einem ganz anderen Weg Nachteile bringen. Vielleicht

mag der ganze Komplex der tierischen Nutzer aber unter veränderten Wachstums- und Konkurrenzverhältnissen für die Bracaatinga auch ganz unbedeutend werden. Wer kann das bei einer ersten, oberflächlichen Betrachtung der „Ressource Holz" im tropischen Regenwald schon sagen oder gar entscheiden? (Reichholf 1973 und unpubl.)

3. Erhaltung des Artenreichtums

3.1 Überleben und Mindestarealgröße

Arten existieren genetisch in Populationen. Es sind dies die eigentlichen Fortpflanzungseinheiten, die eine dauerhafte Existenz eines speziell zusammengesetzten Typs von Erbmaterial ermöglichen (Mayr 1967). Diese Populationen können nicht beliebig klein werden. Nach den wenigen, bisher vorliegenden Erfahrungen beträgt der Minimalbestand einer Wirbeltierart, der sich selbst noch mit einiger Sicherheit erhalten (und ggf. weiter vermehren) kann, zwischen 100 und 500 fortpflanzungsfähigen Individuen. Kleinere Populationen geraten unter hochgradige Bedrohung und sterben oft aus kaum erkennbaren Gründen aus. Sie müssen daher, wenn es gilt, sie zu erhalten, in besonderem Maße geschützt und gehegt werden. Letzteres ist praktisch unmöglich, wenn Regenwaldarten erhalten werden sollen. Der einzige Weg führt dann über die Sicherstellung eines Mindestareals, das einer ausreichenden Populationsgröße das Überleben sichert. Diese sogenannten Minimalareale umfassen die Flächen, die (zusammenhängend) von den oben genannten 100 bis 500 Individuen benötigt werden. Sie zu ermitteln stellt für den internationalen Artenschutz und für die Ökologie eine der großen Herausforderungen unserer Zeit dar. Der WWF fördert gegenwärtig solche „minimum-size-projects" in Amazonien in Zusammenarbeit mit der IUCN.

Wo diese Flächen liegen und wie sie verteilt sein sollen, beschäftigt ebenfalls noch in starkem Maße die Tiergeographen. Einen wichtigen Ansatz liefern die pleistozänen Waldrefugien, weil sie heute vielfach identisch sind mit den Zonen besonders hoher Artendichte. Auch die sekundären Kontaktzonen zwischen regionalen Faunen (Haffer 1983) spielen eine wichtige Rolle für die Auswahl der besonders zu schützenden Zonen.

Die Studien, die derzeit durchgeführt werden, um die wichtigsten Refugialgebiete in den tropischen Regenwäldern festzustellen, stehen allerdings in einem fast hoffnungslosen Wettlauf mit der Zeit. Denn die Zerstörungsrate der Wälder liegt gerade in jenen Gebieten besonders hoch, die sich durch solchen Refugialcharakter auszeichnen. Befinden sie sich doch beispielsweise in Amazonien an den Randgebieten und nicht im wirtschaftlich weniger interessanten Zentrum der Hyläa.

3.2 Faunenerfassung

Ähnlich gravierend, wie das Problem der Zeit, ist die Erfassung der Arten. Wie eingangs ausgeführt, reichen unsere Kenntnisse noch bei weitem nicht aus, um einen einigermaßen zuverlässigen Überblick über das tatsächlich vorhandene Artenspektrum zu gewinnen. Es fehlt an Systematikern und Taxonomen, die solche Aufgaben bewältigen könnten; ebenso an Forschungsmitteln für „bloße Bestandsaufnahmen". Der geringe Stellenwert faunistischer Erfassungen bildet einen wesentlichen Hemmschuh in der Erforschung der Tierwelt des tropischen Regenwaldes, weil wenig spektakuläre Ergebnisse zu erwarten sind, wenn einzelne Gruppen gründlich durchgearbeitet werden, dafür aber Jahre schwieriger Lebensbedingungen für die betreffenden Zoologen damit verbunden wären. So verwundert es nicht, daß die Phase der Bestandsaufnahme als kaum begonnen eingestuft werden muß, auch wenn mittlerweile auf breiterer Front und in internationaler Kooperation (bei der allerdings die Bundesrepublik Deutschland kaum eine Rolle spielt!) an der Erfassung des Artenbestandes tropischer Regenwälder gearbeitet wird.

4. Schutz der Regenwaldfauna – wozu?

Millionen von Tierarten leben in den Tropenwäldern der Erde. Sie stellen das reichhaltigste Artenreservoir dar, das wir kennen. Doch wozu ist es gut, diese Artenvielfalt – vielleicht unter Opfern und wirtschaftlichen Einbußen – zu erhalten? Braucht die Welt die Abertausende von Insekten, Spinnen, Milben, die Hunderte einander sehr ähnlicher Vogelarten oder die obskuren Säugetiere, die zum Teil schon seit Jahrzehnten in zoologischen Gärten zu bewundern sind?

Jahrzehntelang versuchte der Naturschutz diese Problematik mit allen möglichen Argumenten und mit dem Hinweis auf die ethische Verpflichtung des Menschen zu bekräftigen. Keine Macht der Welt kann eine einmal ausgerottete Art jemals wieder herstellen oder ins Leben zurückrufen. An dieser letzten Grenze der menschlichen Möglichkeiten schien sich die Hoffnung der Naturschützer festzuklammern, wenn die Argumentation zugunsten unmittelbarer Vorteile (Wildbestandsnutzung, Nationalparks als Einkommensquelle etc.) nicht mehr zum Zuge kam (Myers 1983).

Doch schneller, als erwartet, änderte sich die Lage. Die neue Gentechnologie eröffnete so ungeahnte Möglichkeiten der gezielten Übertragung gewünschter Eigenschaften in andere Genome, daß man in der Artenfülle in der Tat das größte genetische Reservoir erblicken kann, dessen Potential noch völlig unbekannt ist, ja nicht einmal ansatzweise abgeschätzt werden muß. Die Millionen von Arten tragen ein Informationspotential in sich, das aus jahrmillionenlanger Auseinandersetzung mit den Wechselfällen des Lebens hervorgegangen ist. Manche „unscheinbare" Art erscheint damit in neuem Licht.

5. Schlußbemerkung

Dieser gedrängte Überblick über die Tierwelt des tropischen Regenwaldes stellt notwendigerweise eine unvollständige, persönliche Selektion dar. Vieles, was wichtig wäre, konnte nur angerissen, manches, was ebenso bedeutend wäre, überhaupt nicht behandelt werden. Es wurde daher auch schwerpunktmäßig zusammenfassende Literatur zitiert und von wissenschaftlichen Detailarbeiten weitestgehend Abstand genommen. Dennoch sollte hier der Hinweis nicht fehlen, daß die zusammengestellten Gedanken, Überlegungen und Schlußfolgerungen das Ergebnis umfangreicher Diskussionen mit Dr. E. J. Fittkau, Zoologische Staatssammlung, und der Arbeit in der Kommission für Ökologie der IUCN (Chairmen Prof. Dr. D. Ovington und Prof. Dr. W. Engelhardt) sind. Ihnen allen sei hiermit verbindlichst gedankt.

Literatur

Bates, H. W. 1864: The Naturalist on the River Amazon – (Deutsche Fassung 1866: Der Naturforscher am Amazonenstrom.) Dyk, Leipzig.

Bouliere, F. 1983: Animal Species Diversity in Tropical Forests. – In: Golley, F. B. ed. Tropical Rain Forests – Structure and Function. p. 77–91. Elsevier, Amsterdam.

Delany, M. J. & D. C. D. Happold 1979: Ecology of African Mammals. Longman, London.

Duellmann, W. E. ed. 1973: The South American Herpetofauna. Univ. Kansas Mus. Monogr. 7., Kansas.

Fittkau, E. J. 1973: Urwälder der Tropen. – In: Grzimeks Tierleben, Ergänzungsband Unsere Umwelt als Lebensraum p. 279–303. Kindler, München.

— — 1983: Grundlagen der Ökologie Amazoniens – Versuch einer Zusammenschau. – Spixiana Suppl. **9**: 201–218

— — 1984: Tropischer Regenwald – Die Zusammenhänge IGA – Symposium. Spixiana, Suppl. **10**: 47–54

Golley, F. B. & E. Medina 1975: Tropical Ecological Systems. Springer, Berlin.

— — et al. 1975: Mineral Cycling in a Tropical Moist Forest. Univ. Georgia Press, Athens.

— — ed. 1983: Tropical Rain Forest Ecosystems. – Ecosystems of the World 14 A. Elsevier Scient. Publ., Amsterdam.

Haffer, J. 1974: Avian Speciation in Tropical South America. Publ. Nuttall Orn. Club **14**.

— — 1983: Ergebnisse moderner ornithologischer Forschung im tropischen Amerika. – Spixiana Suppl. **9:** 117–166
HERSHKOVITC, P. 1977: Living New World Monkeys (Platyrrhini) I. – Univ. Chicago Press, Chicago.
KLINGE, H. 1983: Wälder und Waldökosysteme Amazoniens. – Spixiana Suppl. **9:** 87–101
LOWE-MC CONNELL, R. H. ed. 1969: Speciation in Tropical Environments. – Academic Press, London.
MACARTHUR, R. H. 1972: Geographical Ecology. – Harper & Row, San Francisco.
— — & E. O. WILSON 1967: Island Biogeography. – Princeton Univ. Press, Princeton, N. J.
MARSHALL, A. G. ec. 1979: The Abundance of Animals in Malesian Rain Forests. – Trans. 6th Aberdeen-Hull Symp. Malesian Ecology, Aberdeen.
MAYR, E. 1967: Artbegriff und Evolution. – Parey, Hamburg.
MEGGERS, B. J., E. S. AYENSU & W. D. DUCKWORTH 1973: Tropical Forest Ecosystems in Africa and South America. A Comparative Review. – Smithsonian Inst. Press, Washington.
MERTENS, R. 1948: Die Tierwelt des tropischen Regenwaldes. – Senckenberg, Frankfurt.
MYERS, N. 1983: A Wealth of Wild Species. Storehouse for Human Welfare. – Westview Press, Boulder, Colorado.
ODUM, H. T. 1970: A Tropical Rain Forest. – U. S. Atomic Energy Commission. Springfield, Virginia.
OWEN, D. F. 1971: Tropical Butterflies. – Clarendon Press, Oxford.
— — 1983: The Abundance and Biomass of Forest Animals. – In: GOLLEY ed. Tropical Rain Forest Ecosystems. Structure and Function. – Ecosystems of the World 14 A. Elsevier Scientific Publ., Amsterdam.
REICHHOLF, J. 1973: „Honigtau" der Bracaatinga-Schildlaus als Winternahrung für Kolibris (Trochilidae) in Süd-Brasilien. – Bonn. zool. Beitr. **24:** 7–14
— — 1975: Biogeographie und Ökologie der Wasservögel im subtropisch-tropischen Südamerika. – Anz. orn. Ges. Bayern **14:** 1–69
— — 1980: Komponenten des Artenreichtums der ostafrikanischen Avifauna. – Verh. orn. Ges. Bayern **23:** 371–385
— — 1983: Analyse von Verbreitungsmustern der Wasservögel und Säugetiere in Südamerika. – Spixiana Suppl. **9:** 167–178
SIMPSON, G. G. 1952: How Many Species? – Evolution **6:** 342
WALLACE, A. R. 1889: A Narrative of Travels on the Amazon and Rio Negro. – 2nd ed. Ward, Lock & Co., London.
WEBER, N. A. 1972: Gardening Ants, the Attines. – American Philos. Soc., Washington.
WEISCHET, W. 1977: Die ökologische Benachteiligung der Tropen. – Teubner, Stuttgart.
WHITMORE, T. C. 1975: Tropical Rain Forests of the Far East. – Clarendon Press, Oxford.
WICKLER, W. 1967: Mimikry. – Piper, München.

Anschrift des Autors:
Dr. J. H. Reichholf,
Zoologische Staatssammlung,
Maria-Ward-Str. 1B, 8000 München 19

SPIXIANA	Supplement 10	47–54	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

Tropischer Regenwald – Die Zusammenhänge –

Von **E. J. Fittkau**

Zoologische Staatssammlung, München

1. Einführung

Wie wohl keine andere Großlandschaft unserer Erde ist die des tropischen Regenwaldes in ihrem strukturellen und funktionellen Aufbau bis in die jüngste Zeit mißverstanden und mißdeutet worden und sie wird nicht zuletzt deshalb heute so intensiv mißbraucht und mißhandelt.

Wo bei uns Getreide wächst, wo unsere Dörfer, Städte und Fabriken stehen, wucherten früher einmal auch Wälder; sie waren nicht vergleichbar mit unseren heutigen Forsten, sie waren Urwälder, deren Beseitigung für unsere Vorfahren ein jahrhundertlanges, lebensnotwendiges Anliegen war. Man mag uns deshalb das Recht absprechen, den Finger zu heben und zu mahnen, wie das diese Veranstaltung tun will; man mag uns das Recht absprechen, uns einzumischen in wirtschafts- und bevölkerungspolitische Probleme anderer, wie man früher sagen konnte, ferner Länder. Möge diese Tagung deutlich machen, daß wir nicht nur ein Recht, sondern auch eine Pflicht haben, uns mit der in der Tat die Kontinente überschreitenden Problematik auseinanderzusetzen, sei es, weil wir heute noch die Nutznießer einer unverantwortlichen Waldzerstörung in den Tropen sind, sei es, daß wir in naher Zukunft mitzutragen haben werden an den irreparablen globalen, ökologischen Schäden, deren Entstehung wir teilweise mitverschuldet, in jedem Fall mitgeduldet haben.

2. Variationen der Fruchtbarkeit

Das Mißverständnis der Tropen ist nicht zuletzt auch heute noch schwer auszuräumen, weil tropische Regenwälder ein breites Spektrum verschiedener Waldformationen in dem breiten weltumspannenden äquatorialen Gürtel der Tropen umfassen, die jeweils an sehr unterschiedliche topographische und auch klimatische Voraussetzungen gebunden sind.

Die regional zum Teil stark voneinander abweichenden ökologischen Voraussetzungen haben von alters her eine sehr unterschiedliche Nutzung der tropischen Waldgebiete durch den Menschen bedingt oder ermöglicht und sind am stärksten in der Qualität der Böden manifestiert.

In jenen Gebieten, wo die Fruchtbarkeit der Böden, d. h. das Nährstoffangebot, eine langzeitliche und kontinuierliche landwirtschaftliche Nutzung garantiert, hat der Mensch auch in den Tropen schon vor Jahrhunderten oder auch vor Jahrtausenden den ursprünglichen Wald vernichtet. Dort finden wir heute Kulturlandschaften vor dem Hintergrund alter Hochkulturen. Es sei erinnert an Südostasien, z. B. an Java und seine jungen vulkanischen Berglandschaften. Dank einer durch Terrassenkulturen künstlich gedämpften und in Grenzen gehaltenen Erosion gibt es dort Nahrung für weit mehr als 200 Menschen pro Quadratkilometer. Nicht weniger dicht besiedelt sind die Niederungsgebiete Indochinas, die immer wieder nährsalzreiches Wasser und Sedimente aus den nördlichen Hochgebirgen des Himalaja erhalten. Nicht einmal die sich immer wiederholenden und die Bevölkerung dezimierenden Hochwasserfluten vermochten bis heute die Menschen aus diesen dauerfruchtbaren Landschaften zu verdrängen.

3. Extremfall Amazonien

Dort, wo die Wälder auf unfruchtbaren, für landwirtschaftliche Nutzung nur mehr oder weniger oder gar nicht geeigneten Böden stehen, haben sie sich bis in unsere Zeit natürlich erhalten. Der Mensch hat in ihnen nur eine sehr untergeordnete Rolle spielen können. Das tropische Niederungsgebiet, das Amazonasbecken, hat niemals eine Hochkultur, die auch nur annähernd vergleichbar mit einer asiatischen wäre, hervorgebracht. Die südamerikanischen, präkolumbianischen Hochkulturen konnten sich nur in den Oasen der Wüsten der Westseite der Andenkette und auf den montanen waldarmen z. T. vielleicht sogar waldfreien Hochflächen der Kordillere ausbilden.

Amazonien, insbesondere der zentrale Teil, ist bis heute der menschenärmste Großraum nach den Kälte- und Trockenwüsten der Erde geblieben. Amazonien gilt dort schon als dichtbesiedelt, wo hundertmal weniger Menschen wohnen als auf Java. In Zentralamazonien sind es 1000 bis 10000mal weniger. Die Menschenleere hat ganz offensichtlich ökologische Ursachen.

Inzwischen wissen wir, daß in Zentralamazonien großflächig extrem nährstoffarme Böden vorkommen (Fittkau 1971; Furch & Klinge 1982; Klinge 1976a, 1976b; Sioli 1954, 1968, 1983). Dieser Superlativ ist eine bittere Erkenntnis, steht aber zweifellos mit der Tatsache in enger Beziehung, daß wir dort heute noch das größte geschlossene Regenwaldgebiet der Erde vorfinden. Seine Unbrauchbarkeit für die landwirtschaftliche Nutzung war bislang ganz offensichtlich sein bester Schutz. Es ist selbst den Ökologen schwergefallen, die extreme Nährstoffarmut der Böden Amazoniens mit den sonst so bekannten anderen Superlativen dieser Regionen in Verbindung zu bringen. Wir finden dort eine überwältigende Vielfalt an Pflanzen- und Tierarten nebeneinander. Mehrere hundert verschiedene Baumarten und Palmen pflegen auf einem Hektar zu stehen (Klinge 1973a). Man wußte zwar schon lange, daß ein Überangebot an Nahrungs- und Nährstoffen in einem Lebensraum eine an Pflanzen- und Tierarten arme, wenn auch an Biomasse reiche Lebensgemeinschaft bedingt, daß aber Artenreichtum bei Tieren auch mit geringem Nahrungsangebot gekoppelt sein kann, ist eine noch sehr junge Erfahrung. Gerade diese Erfahrung führt uns, wie noch zu zeigen sein wird, zum eigentlichen ökologischen Verständnis des tropischen Regenwaldes und aller sich aus seiner Nutzung ergebenden Probleme.

Es ist den Geographen und Bevölkerungspolitikern nicht zu verübeln, daß sie noch vor dem letzten Krieg in Amazonien einen Lebensraum für Milliarden von Menschen sahen und daß die Politiker diese Vorstellung aufgegriffen haben, um Lebensraum für die in den letzten Jahrzehnten so stark angewachsene Weltbevölkerung zu schaffen (Hopp 1954). Noch vor zwanzig Jahren brauchte man mit einer Propellermaschine fast einen ganzen Tag für den Flug von Manaus nach der neuen Stadt Brasilia. Es war ein Flug über einen unendlichen grünen Teppich völlig ungestörter Waldlandschaft. In solcher Situation konnte man die Auffassung der Brasilianer nachempfinden, Deos é Brasileiro, Gott ist Brasilianer, er hat uns das große Land geschenkt, mit dem unermeßlichen Wald, eine große Garantie für die Zukunft seines Volkes.

Fassen wir zusammen: trotz offensichtlicher Artenfülle und wuchernden Wachstums der Vegetation ist die tropische Regenwaldlandschaft nur ausnahmsweise in ein landwirtschaftliches Produktionsgebiet umwandelbar.

Artenfülle, insbesondere im tierischen Bereich, hat auch nichts mit der angeblichen Menschenfeindlichkeit des tropischen Regenwaldes zu tun, um noch einem weiteren weitverbreiteten Irrtum entgegenzutreten. Mir sind zwar keine Berichte und Bücher bekannt, die den asiatischen oder den afrikanischen Regenwald als Urwaldhölle oder grüne Hölle schildern, mit großer Hartnäckigkeit wird aber bis heute bei uns von den Medien und einer gewissen Reiseliteratur unter diesen Schlagworten immer wieder die Vorstellung von dem menschenmordenden amazonischen Dschungel lebendig gehalten. Es wimmelt von gefährlichen Tieren, bösen Eingeborenen und nicht zuletzt kommt noch das ungesunde, unerträgliche Klima hinzu. Die Geschichten von der unmenschlichen Wildnis lassen sich leicht bis zur Gummizeit zurückverfolgen, in jene Phase vor hundert Jahren, in der Amazonien einen run auf sein schwarzes Gold erlebte, als die aufkommende Industrie in Europa und Nordamerika bereit war, jeden

Preis für den Rohkautschuk zu zahlen. Die Vorkommen waren begrenzt. Abenteurer aus aller Welt durchkämmten das unermeßliche weite Gebiet oft ohne Erfolg, denn Gummibäume wachsen nur auf dauerfruchtbaren Böden, somit fast nur auf dem Schwemmland in den Tälern jener Flüsse, die nährstoffhaltige Sedimente und Wasser aus den amazonischen Randgebieten liefern. Viele der Gummisucher scheiterten auf ihren Sammelexpeditionen an Unterernährung. Der Wald lieferte ihnen in weiten Gebieten weder genug Fleisch noch Fisch, vor allem aber keine pflanzliche Nahrung, keinen genießbaren Palmito, keine Früchte. An einem Nebenfluß des Rio Negro, nur etwa hundert Kilometer entfernt von Manaus, kennen die dortigen Anwohner einen Friedhof mitten im gummibaumfreien Waldgebiet, wo etwa zwei Dutzend Gummisucher ruhen, gestorben an Beri Beri, an Vitaminmangel. Das Problem des Überlebens jener Menschen war das der Ernährung abseits der wenigen Zivilisationszentren, in denen importierte Lebensmittel zur Verfügung standen. Noch vor zwanzig Jahren, als Manaus kaum mehr als 100000 Einwohner zählte, konnte sich diese Hauptstadt eines Landes von der siebenfachen Größe der Bundesrepublik und einer Einwohnerzahl von einer halben Million nicht aus dem Lande selbst versorgen.

4. Exodus der Kautschukproduktion

Wohl nichts beleuchtet mehr die großregionalen ökologischen Unterschiede der tropischen Waldgebiete wie die weitere Entwicklung der Kautschukproduktion, die sich innerhalb einer kurzen Frist von Amazonien nach Südostasien verlagerte. Im selben Jahr, als der erste Plantagenkautschuk auf den Markt kam, fiel Amazonien wieder in seine jahrhundertealte wirtschaftliche Bedeutungslosigkeit zurück. Erst in einer Zeit, in der der Mensch bereits den Mond betreten hatte, und mit intensiven Anstrengungen, die wiederum von außen, nicht aus dem betroffenen Gebiet selbst kamen, hat man Amazonien aus dem wirtschaftlichen Dornröschenschlaf geweckt. Den Kuß des Prinzen mag man eher mit einer Vergewaltigung vergleichen. Manaus, nachdem es Ende der 60er Jahre Freihafen geworden war und inzwischen nahezu eine Million Einwohner zählt, lebt weiterhin ausschließlich von der Zufuhr von außerhalb der Region produzierter Lebensmittel. Es gleicht damit dem ihn umgebenden Wald, der, wie noch zu zeigen ist, ebenfalls von Stoffen lebt, die von außen kommen. Ob die Zufuhr allerdings so dauerhaft ist wie der Regen, der den Wald versorgt, wird die Zukunft zeigen.

Bis heute hat der amazonische Rohkautschuk nur einen minimalen Anteil an der Weltproduktion trotz jahrzehntelanger übergroßer Bemühungen, Plantagen nach dem asiatischen Muster aufzubauen. Man erinnere sich nur an die gescheiterten Fordplantagen! In Asien, teilweise auch in Afrika, also nicht im Ursprungsland des Gummibaumes, gehören Gummiplantagen zu den Selbstverständlichkeiten tropischer Waldgebiete.

5. Rohstoff Holz

Was für die Nutzungsmöglichkeit des Kautschuks gilt, trifft für die des Holzes in vergleichbarer Weise zu. Trotz der ungeheuren Ausdehnung seiner Wälder hat Holz aus dem Amazonasgebiet bisher nur eine unbedeutende Rolle auf dem internationalen Markt gespielt, dies aber zweifellos nicht aufgrund mangelnder Initiativen, sondern aufgrund der speziellen Struktur seiner Wälder. Selbst Brasilien bezieht derzeit angeblich nur etwa 10% seines Holzbedarfs aus Amazonien.

Als Belgien seinen Einfluß über den Kongo verlor, versuchten Holzhändler von dort ins Amazonasgebiet auszuweichen; enttäuscht gaben sie schnell ein solches Vorhaben auf. Die Aussicht, vergleichbar günstig wie in Afrika arbeiten zu können, schien ihnen nicht gegeben.

6. Zusammenhänge im Ökosystem Regenwald

6.1 Erdgeschichtliches Werden

Wenn im folgenden versucht werden soll, ökologische Zusammenhänge im Regenwald selbst aufzuzeigen und dabei schwerpunktsmäßig auf die südamerikanischen feuchten Tropen Bezug genommen wird, hat dies seine guten Gründe.

Daß es dort das weitaus größte noch ungestörte Regenwaldgebiet der Erde gibt, dessen Zerstörung allerdings heftig und auf weiter Front eingesetzt hat, weiß man hinreichend. Weniger bekannt dürfte sein, daß die Hylea, das amazonische Waldland, trotz seiner ungeheuren Ausdehnung im Vergleich mit den übrigen feuchten Tropen der Welt geographisch und ökologisch äußerst einfach gegliedert und überschaubar ist. Entscheidend jedoch bleibt, daß man in dieser Großlandschaft das ausgereifteste tropische Regenwaldbiom der Erde vorfindet. In dem tektonisch relativ ungestörten Gebiet konnten sich über hundert Millionen Jahre hinweg die Wälder großflächig entwickeln und Pflanzen und Tiere die artenreichsten und kompliziertesten Ökosysteme aufbauen. Die tertiäre Auffaltung der Anden am äußersten Rand des Kontinents scheint sich nicht nachteilig auf die Fauna und die Flora der stabilen Urgebirgsschilde ausgewirkt zu haben. Weite Teile Südostasiens lagen zur gleichen Zeit im Zentrum starker Auffaltungen und vulkanischen Geschehens.

In Afrika läßt sich eine allmähliche Austrocknung des Kontinents in geologisch junger Zeit verfolgen, die zu einer beträchtlichen Schrumpfung der dortigen äquatorialen Regenwaldgebiete geführt hat. Auch in Südamerika sind für den Verlauf des Tertiär und vor allem während der Eiszeiten Klimaschwankungen nachgewiesen. Es ist anzunehmen, daß sie mehrfach zum Zerfall der heutigen, weitgehend geschlossenen Hylea in isolierte Waldareale führten. Diese Waldareale sind immer wieder verschmolzen, wobei die in der Isolation neu entstandenen Arten ausgetauscht werden konnten. Die Verbreitungsmuster vieler Tierarten scheinen diese Vorstellung zu bestätigen (Bouliere 1983, Haffer 1969, 1983). Während die Klimaänderungen Afrikas letztlich zu einer Verminderung der Regenwaldflora und -fauna beitrugen, weil offensichtlich die geschrumpften Waldgebiete zu klein wurden, dürften sie in Südamerika in der erwähnten Weise zu der heutigen Artenakkumulation geführt haben. Daß die entstandenen Arten in solch großer Zahl nebeneinander weiterexistieren konnten, gehört zu den phänomenalen Erscheinungen der Tropen (Fittkau 1973, 1974).

Von grundlegender Bedeutung für die Entwicklung der Hylea waren die schon im Mesozoikum mehr oder weniger stark eingeebneten alten Kontinentalflächen des Guayana- und des Brasilianischen Schildes, die beide durch eine weite Niederung, einen geologisch sehr alten Grabenbruch, getrennt sind, in dem heute, parallel zum Äquator, der Amazonas fließt. Das Niederungsgebiet konnte sich am Ende des Tertiärs, als der Amazonas noch in umgekehrter Richtung floß, im Zuge der Andenauffaltung stark nach Westen ausdehnen. Schon zur Zeit der Entstehung der Wälder wurde im Bereich des Grabenbruches aus den Schilden stammendes, meist schon stark ausgewaschenes und ausgewittertes Erosionsmaterial abgelagert. Schwache Hebungen oder auch Senkungen, teilweise auch starke Änderungen des Meeresspiegels ließen riesige Sumpfgebiete oder auch flache, nicht mehr überflutbare Ebenen entstehen, wie wir sie heute noch nebeneinander im Amazonasbecken vorfinden. Eine vermutlich spättertiäre starke Meeresspiegelsenkung hat die zentralamazonische Sedimentationsniederung trockenfallen lassen. Sie liegt heute ca. 50 bis 100 m über Meeresniveau (Fittkau 1974).

Aus den ausgewaschenen und ausgewitterten Sedimentgesteinen haben sich dort im weiteren Verlauf unter den feuchttropischen Klimabedingungen über mehrere Millionen Jahre hinweg tiefgründige ausgereifte Rotlehmböden, Oxysole, bilden können (Sanchez 1976).

Sie bestehen überwiegend aus kaolinitischen Tonen, die sich dadurch auszeichnen, daß sie keine Nährstoffreserven besitzen bzw. freigeben können und darüber hinaus auch nicht mehr in der Lage sind, eventuell mit dem Wasser angebotene Metallionen, Nährsalze, zu absorbieren bzw. durch Austauschvorgänge aufzunehmen (vgl. Weischet 1984). Diese Böden sind sehr sauer. Ihr pH-Wert liegt wenig über 4. Sie sind genauso sauer und nährstoffarm wie das Grundwasser, das in den Bächen dieser Landschaft fließt (Sioli 1954; Fittkau 1967).

Beide, sowohl die Böden als auch die Gewässer Zentralamazoniens sind charakterisiert durch das nahezu völlige Fehlen von Kalk. Vielfach sind Kalciumionen nicht einmal in Spuren nachweisbar (Furch 1976; Furch et al. 1978, 1982).

Der Wald ist offenbar hochgradig an die Oxisolböden angepaßt. Sie liefern ihm ein geeignetes physikalisches Substrat, das den Wurzeln ausreichend Festigkeit und kontinuierlich Feuchtigkeit bietet.

Auf den abgetragenen Schilden des Amazonasgebietes finden sich ebenfalls Rotlehmböden, die sich jedoch aus dem anstehenden Urgestein oder den später auf ihm abgelagerten Formationen bilden konnten. In der Regel sind sie noch nicht voll ausgereift und von Tonen aufgebaut, die noch gewisse Nährstoffreserven und ein ausreichendes Ionenabsorbtions- und Austauschvermögen zeigen. Ihr Nährstoffreichtum nimmt zur Peripherie, zu den Gebieten der Wasserscheiden mit dem weniger ausgeglichenen Relief, und damit stärkeren Erosionsmöglichkeiten zu. Das aus ihnen abfließende Grundwasser ist erheblich reicher an gelösten Salzen und zeigt meist einen pH-Wert um 6. Eingestreut zwischen die Lehmböden der tertiären Niederungen und auch auf den Schilden finden sich teilweise großflächige Bleichsandgebiete mit Podsolböden, die an unsere Heidelandschaft erinnern. Aufgrund ihres schlechten Wasserhaltevermögens und eines unregelmäßigen Grundwasserstandes wachsen auf ihnen nur noch artenarme Gras- und Baumsavannen (Klinge 1976a).

6.2 Nährstoffmangel

Auch in anderen Teilen der Tropen, in Afrika und Asien, z. B. im Kongo und auf Borneo, gibt es alte abgetragene Landschaftsformationen und Sedimentationsniederungen. Niemals sind sie so großflächig ausgebildet wie in Südamerika. Weder die Böden noch das Wasser dieser Gebiete zeigen im allgemeinen eine solch extreme Nährstoffarmut wie die von Zentralamazonien. Sie erhalten in der Regel eine ständige Nährstoffzufuhr durch Erosionsmaterial aus den sie umgebenden geochemisch besser versorgten Gebieten mit anstehendem Gestein und jungen Böden.

Die nährstoffärmsten Landschaften Asiens und Afrikas dürften immer noch in ihrem Nährstoffangebot dem der nördlichen und südlichen Randgebiete Amazoniens entsprechen und damit deutlich über dem Zentralamazoniens liegen. Zusammenfassend kann man sagen, je älter, je abgetragener und flacher, aber auch je ausgedehnter eine Tropenlandschaft ist, um so nährstoffärmere Böden werden sich ausbilden können.

Wenn man davon ausgeht, daß es zur Bildung derart ausgereifter und gealterter Tonböden, wie sie z. B. in Zentralamazonien großflächig gegeben sind, nur unter feuchttropischen Bedingungen kommt, darf man erwarten, daß auch die Wälder, die ihnen angepaßt sind, einen ihnen eigenen, spezifischen tropischen Charakter haben.

6.3 Artenvielfalt

Er äußert sich am deutlichsten in der schon erwähnten überaus großen Vielfalt von verschiedenen nebeneinander, man ist versucht zu sagen, in „geordnetem Durcheinander" wachsenden Baumarten. So wurden auf den nährstoffärmsten Oxisolen der Region, im Hinterland von Manaus, bei einer sehr genauen Bestandsaufnahme auf 2 000 m^2 über 500 Arten von Bäumen, Palmen und Lianen festgestellt (Klinge 1973a). Hätte man einen ganzen Hektar erfaßt, wäre die Zahl sicherlich auf weit über 600 Arten angestiegen. Das ist das Hundertfache dessen, was wir an Holzpflanzen in unseren Forsten finden und wohl das 20fache an Arten unserer früheren Urwälder. Es ist verständlich, daß diese hohe Diversität rapide dort zurückgeht, wo die Lehmböden in podsole Bleichsandböden übergehen. Auf den ersten Eindruck hin scheint es aber unverständlich, daß die Artenzahl auch auf den Rotlehmen abnimmt, sobald sie nährstoffreicher werden, ohne daß eine gravierende Änderung anderer Umweltfaktoren erkennbar ist, d. h. die Artendichte der Bäume nimmt von Zentralamazonien zur Peripherie hin ab. Die Artenarmut wird besonders dort auf den Schilden auffällig, wo mesozoische Diabase das Urgestein bedecken. Die Böden, die sich aus dem vulkanischen Gestein gebildet haben, dürften die nährstoffreichsten der Region sein. Auf ihnen können u. a. Paranußbäume *(Bertholecia excelsa)* nahezu bestandsbildend auftreten.

6.4 Import von Nährstoffen

Gehen wir zurück nach Zentralamazonien: Die entscheidende, wenn nicht einzige Nährstoffquelle für den Wald dort ist der Regen. Für die Existenz des Ökosystems ist es daher bei einer derart angespannten Nährstoffversorgung notwendig, alles daran zu setzen, die in der lebenden und toten organischen Substanz gespeicherten Nährstoffe dem System zu erhalten und die geringen Mengen mit dem Niederschlag von außen angebotenen Mineralsalze aufzufangen. Nur so läßt sich der unvermeidbare Verlust von freigewordenen, gelösten Stoffen, die vom Grundwasser aus dem System getragen werden, kompensieren.

Eine Reihe von Strategien sind erkennbar, um möglichst sparsam mit den biogen gebundenen und verfügbaren Nährstoffen umzugehen. Strategien, die helfen, den Nährstoffkreislauf so eng wie nur möglich zu schließen. Eine dieser Sparmaßnahmen zielt offensichtlich darauf ab, Tiere, insbesondere Pflanzenfresser, aus dem Stoffkreislauf so weit wie möglich auszuschalten. Blätter und Holz werden mit hochmolekularen Verbindungen vergiftet oder stark gehärtet und so vor Fraß gesichert. Die Samen und Früchte bleiben meist klein und gering an Zahl und werden darüber hinaus häufig durch fraßfeste Verpackungen geschützt. Nur ein Heer von Insekten, das im Wald bei mechanischem und chemischem Abbau des Holzes tätig wird, hat sich äußerst stark entfalten können; selbstverständlich werden sie von einer Vielzahl räuberischer Klein- und Großtiere kontrolliert (Fittkau und Klinge 1973).

Alten Blättern werden möglichst viele Nährstoffe entzogen, bevor sie zu Boden fallen. Das die Streu zusammensetzende Material ist schließlich so nährstoffarm, daß sich sein Abbau nur noch mit Hilfe von Pilzen vollziehen kann. Die Bodenfauna lebt nicht direkt von der Streu, sondern von den sie abbauenden Pilzen. Vielfach sind es Pilzarten, die Mycorrhizen bilden, die die freiwerdenden Nährstoffe auf dem direkten Wege von der Laubstreu in die Leitbahnen der Bäume bringen (Herrera et al. 1977, 1978a, b). Das Feinwurzelsystem der Bäume befindet sich in der allerobersten Bodenschicht, aus der es direkt in die aufliegende Streu reicht. Unterhalb dieser Wurzelschicht ist es z. B. nicht mehr möglich, selbst in Spuren, Kalzium nachzuweisen (Klinge 1973b, 1976a, 1977).

Der Entzug der Nährstoffe aus dem Regen setzt ein, sobald die Regentropfen auf die Blätter fallen. In den tieferen Etagen des Waldes sind die Blätter z. T. dicht mit Algen und Moosen bewachsen, so daß ihre Oberfläche rauh und vergrößert ist. Wenn das Wasser auf den Boden gelangt, sind ihm die meisten seiner Nährstoffe schon entzogen. In Zentralamazonien erhält auf diese Weise ein Hektar Regenwald im Laufe eines Jahres ca. 3–4 kg Kalziumionen (Anonym 1972). Dort, wo regelmäßig Regenwasser am Stamm abläuft, wachsen häufig Wurzelgewebe aus dem Boden dem Wasserstrom entgegen. Nicht nur Epiphyten, auch Palmen fangen mit ihren entsprechend abgespreizten Blättern Streu auf und bringen sie in ihre Stammnähe, so daß sie bei dem Abbau des Materials an die Mineralstoffe gelangen können (Fittkau 1983).

Je mehr es dem Ökosystem „gelingt" die autochthonen, bei der Remineralisation freiwerdenden Nährstoffe zurückzuhalten, bzw. die allochthonen, die mit dem Regen angeboten werden, aufzufangen, desto gesicherter ist seine Kontinuität. Die Abnahme der Artenvielfalt, die sich mit der Zunahme der Nährstoffreserven der Böden einstellt, gibt den Hinweis, daß eine hohe Diversität, eine große Artenvielfalt, eine Reaktion auf die Nährstoffarmut sein muß. Eine Vegetationsdecke, die sich aus einer großen Vielzahl ähnlich sich verhaltender Arten zusammensetzt, scheint hier wie ein ökologischer Filter zu wirken, dessen Effektivität und Filterdichte sich mit zunehmender Artenzahl vergrößern. Ein enges Nebeneinander verschiedenster Arten scheint zu garantieren, daß zu jeder Jahres- und Tageszeit eine ausreichende Zahl von ihnen aktiv ist, in unterschiedlicher Weise den Nährstoffkreislauf geschlossen hält und so in der Lage ist, dem Regen die Nährstoffe zu entziehen (Fittkau 1970, 1974a).

Die in Zentralamazonien besonders deutlich erkennbaren, spezifisch tropischen ökologischen Prinzipien bestimmen mehr oder weniger stark auch die Ökosysteme aller uns noch verbliebenen Regenwälder anderer Standorte und Kontinente. Wie schon eingangs ausführlich betont, stehen sie alle, von wenigen Ausnahmen abgesehen, auf nährstoffarmen Böden.

6.5 Verlust der „internen Fruchtbarkeit"

Mit der Zerstörung der Wälder auf den nährstoffarmen Böden, von denen wir wissen, daß sie, wenn überhaupt, nur kurzzeitig landwirtschaftlich nutzbar sind, vernichtet man irreversibel die dort gegebene einmalige Artenvielfalt. Aber nur eine artenreiche Vegetationsdecke scheint nach heutigem Wissen in der Lage zu sein, eine Degeneration der Böden und die damit verbundene Erosion verhindern zu können. Die kaolinitischen Böden sind aufgrund ihrer Mineralstruktur nicht durch Düngung zu verbessern. Sind sie direkter Sonnenbestrahlung und Regen ausgesetzt, wird der Ton rasch oberflächlich abgespült und eine starke Versandung setzt ein, die den gesamten Erosionsprozeß weiter beschleunigt. Die Bodenabtragung unter einer natürlichen Regenwalddecke beträgt weniger als eine Tonne pro Jahr und Hektar; nach Entfernung des Waldes kann sich dieser Wert 100- bis 1000fach vergrößern; bei Viehweiden sind es 20 bis 200, bei Feldern 1000 und mehr Tonnen. Geschieht die Waldvernichtung großflächig, und es gibt bereits viele Versuche in dieser Richtung in Amazonien, um vor allem Weideland zu gewinnen, wird sich kaum noch in von uns abschätzbaren Zeiträumen eine funktionsfähige Vegetationsdecke wieder ausbilden können, eine Vegetationsdecke, die in der Lage wäre, wieder so Nährsalze zu akkumulieren und in der Biomasse zu binden, daß eine weitere Degradierung der Landschaft verhindert würde. Sie wird sich nicht ausbilden können, weil die genetischen Reserven verschwunden oder zu weit entfernt sind, um ein neues funktionsfähiges Ökosystem entstehen lassen zu können. Mit Sicherheit sind heute schon unzählige Pflanzen und Tierarten ausgerottet worden, ohne daß man von ihnen Kenntnis genommen hat. Die Mehrzahl der Baumarten hat nur ein kleines Verbreitungsgebiet. Ihre Fortpflanzungsmechanismen sind z. T. hochkompliziert und nur in einem ungestörten Wald funktionsfähig. Eine sogenannte „Verbesserung" des Waldes vorzunehmen, wie es Ludwig am unteren Amazonas großflächig mit *Gmelina* und *Pinus* Monokulturen versucht hat, kann nur kurzfristig der Papierindustrie dienen. Eine Degradierung der Böden läßt sich auf halbwegs guten Böden – bei allem was wir wissen – bei einer solchen Nutzung nicht verhindern.

Wir dürfen nicht den weitverbreiteten Fehler machen und von unseren Verhältnissen in der gemäßigten Zone auf die Tropen schließen. Unsere artenarmen Wälder stehen auf Böden, die sich unter den bei uns gegebenen klimatischen Bedingungen dauerhaft und mit Methoden nutzen lassen, die für die Tropen ungeeignet sind.

7. Globale Bedeutung und Konsequenzen

Stirbt der tropische Regenwald in den nächsten fünf Jahrzehnten, wie die Statistiker es vorrechnen, sind vielfältige globale Auswirkungen zu erwarten. Wir wissen nicht, ob und wie sich das Klima verändern wird, wir wissen auch nicht, ob es dabei zu einer gravierenden CO_2-Anreicherung in der Atmosphäre kommt; wir wissen aber, daß das freigewordene Land nicht Kulturland werden wird, in dem man materielle Not und Hunger stillen kann. Wir, die wir die Zusammenhänge kennen, sollten uns bemühen zu verhindern, daß Millionen von Pflanzen und Tierarten, größte Wunder der Schöpfung, sinnlos geopfert werden und unsere Erde dadurch ärmer wird.

Literatur

Als weiterführende und umfassende Informationsquelle zur Ökologie tropischer Regenwälder und ihrer derzeitigen Situation werden die beiden folgenden Werke empfohlen:

GOLLEY, F. B. (Ed.) 1983: Tropical rain forest ecosystems. Strukture and function. – Ecosystems of the World 14A, Elsevier scientific Publ. Comp., Amsterdam, Oxford, New York, 381 pp.

UNESCO 1978: Tropical forest ecosystems: A state – of Knowledge Report. – Nat. Resour. Res. **14**, 683 pp.

ANONYM 1972: Regenwasseranalysen aus Zentralamazonien, ausgeführt in Manaus, Amazonas, Brasilien, von Dr. Harald UNGEMACH. – Amazoniana **3**: 186–198

BOURLIER, F. 1983: Animal species diversity in tropical forests. – In: GOLLEY, F. B. (Ed.) Tropical rain forest ecosystems. Strukture and function. – Ecosystems of the World 14A, Elsevier: 77–91

FITTKAU, E. J. 1967: On the Ecology of Amazonien rain-forest streams. – Atas do Simposio sobre a Biota Amazônica **3** (Limnologia): 97–108
— — 1970: Role of the caimans in the nutrient regime of mouthlakes of Amazon affluents (an hypothesis). – Biotropica **2:** 138–142
— — 1971: Ökologische Gliederung des Amazonasgebietes auf geochemischer Grundlage. – Münster. Forsch. Geol. Paläont. **20/21:** 35–50
— — 1973: Artenmannigfaltigkeit amazonischer Lebensräume aus ökologischer Sicht. – Amazoniana **4:** 321–340
— — 1974: Zur ökologischen Gliederung Amazoniens I. Die erdgeschichtliche Entwicklung Amazoniens. – Amazoniana **5:** 77–134
— — 1982a: Der tropische Regenwald – Kulturraum und Rückzugsgebiet des Menschen. – In Kindlers Enzyklopädie „Der Mensch" **2.** Band: 451–490
— — 1982b: Struktur, Funktion und Diversität zentralamazonischer Ökosysteme – Arch. Hydrobiol. **95:** 29–45
— — 1983: Grundlagen der Ökologie Amazoniens – Versuch einer Zusammenschau – Spixiana/Suppl. **9:** 201–218
— — & H. KLINGE 1973: On biomass and trophic structure of the Central Amazonian rain-forest ecosystem. – Biotropica **5:** 2–14
FURCH, K. 1976: Haupt- und Spurenmetallgehalte zentralamazonischer Gewässertypen. – Biogeographica **7:** 27–43
— — & H. KLINGE 1978: Towards a regional characterisation of the biogeochemistry of alkali- and alkali-earth metals in Northern South America. – Acta Cient. Venezolana **29:** 434–444
HAFFER, J. 1969: Speciation in Amazonian forest birds. – Science **165:** 131–137
— — 1983: Ergebnisse moderner ornithologischer Forschung im tropischen Amerika. – Spixiana/Suppl. **9:** 117–166
HERRERA, R., T. MARINA, N. STARK & C. JORDAN 1977: Nutrient recycling by endomycorrhiza in an Amazonian rain-forest: first evidence. – Paper presented to IV. Int. Symp. Trop. ecol., Panama, 1977.
— — , C. F. JORDAN, H. KLINGE & E. MEDINA 1978a: Amazon ecosystems. Their structure and functioning with particular emphasis on nutrients. – Interciencia **3:** 223–232
— — , T. MERIDA, N. STARK & C. F. JORDAN 1978b: Direct phosphorus transfer from leaf litter to roots. – Naturwiss. **65:** 208–209
HOPP, W. 1954: Amazonien, Atlantis der Zukunft. – Safari-Verl. Berlin.
IRION, G. 1976: Mineralogisch-geochemische Untersuchungen an der pelithischen Fraktion amazonischer Oberböden und Sedimente. – Biogeographica **7:** 7–25
JORDAN, C. F., F. GOLLEY, J. D. HALL & J. HALL 1979: Nutrient scavenging of rainfall by the canopy of an Amazonian rain-forest. – Biotropica **12:** 61–66
KLINGE, H. 1973a: Struktur und Artenreichtum des zentralamazonischen Regenwaldes. – Amazoniana **4:** 283–292
— — 1973b: Root mass estimation in lowland tropical rain forest of Central Amazonia. I.-Trop. Ecol. **14:** 29–38
— — 1976a: Nährstoffe, Wasser und Durchwurzelung von Podsolen und Latosolen unter tropischem Regenwald bei Manaus, Amazonien. – Biogeographica **7:** 45–58
— — 1976b: Bilanzierung von Hauptnährstoffen im Ökosystem tropischer Regenwald (Manaus) – Vorläufige Daten – Biogeographica **7:** 59–70
— — 1977: Preliminary data on nutrient release from decomposing leaf litter in an neotropical rain-forest. – Amazoniana **6:** 193–202
— — & E. J. FITTKAU 1972: Filterfunktionen im Ökosystem des zentralamazonischen Regenwaldes. – Mitt. dtsch. bodenk. Ges. **16:** 130–135
SANCHEZ, P. A. 1976: Properties and management of soils in the tropics. – Wiley, New York, 619 p.
SIOLI, H. 1954: Betrachtungen über den Begriff der „Fruchtbarkeit" eines Gebietes anhand der Verhältnisse in Böden und Gewässern Amazoniens. – Forsch. und Fortsch. **28:** 65–72
— — 1968: Zur Ökologie des Amazonas-Gebietes. – In: FITTKAU, ILLIES, KLINGE, SCHWABE, SIOLI (eds.), Biogeography and Ecology in South America, Vol. I. – Monographiae Biologica **18:** 137–170
— — 1983: Amazonien – Grundlagen der Ökologie des großen tropischen Waldlandes. – Wiss. Verlagsgesellsch. Stuttgart, 64 Seiten.
WEISCHET, W. 1980: Die ökologische Benachteiligung der Tropen. – Stuttgart 1980, 2. Auflage
— — 1984: Die klimatischen und ökologischen Bedingungen des Fortbestehens des immergrünen tropischen Regenwaldes. – Spixiana/Suppl. **10:** 55–76
WENT, F. W. & N. STARK 1968: The biological and mechanical role of soil fungi. – National Acad. Proc. – Sci. **60:** 497–505

Anschrift des Autors: Priv.-Doz. Dr. E. J. Fittkau,
Zoologische Staatssammlung, Maria-Ward-Str. 1b, D-8000 München 19

SPIXIANA	Supplement 10	55–76	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

Die klimatischen und ökologischen Bedingungen des Fortbestehens des immergrünen tropischen Regenwaldes

Von **Wolfgang Weischet**

Bei der mir unter der Themenformulierung „Die Entstehung der tropischen Regenwälder" zur Behandlung angetragenen Problematik spielen zwei Gesichtspunkte die Schlüsselrolle:

a) die Absicherung der tropischen Regenwälder[1]) in Bezug auf das für sie notwendige spezielle Wuchsklima und

b) die Absicherung gegenüber den Lebensraumansprüchen des Menschen.

Wir werden sehen, daß beide Problemkreise miteinander in Verbindung stehen. Die Verbindungsbrücke geht über die für feucht-tropische Regenwälder charakteristischen Bodentypen.

Hinsichtlich des Klimas ist die folgende Bedingung zu gewährleisten: ganzjähriges Wachstum im thermischen und hygrischen Optimalbereich. Konkret bedeutet das 1. absolute Frostsicherheit, 2. natürliche Treibhaustemperaturen in einem verhältnismäßig engen tages- und jahreszeitlichen Schwankungsbereich zwischen 20 und 30° C und vor allem 3. kontinuierliche Beregnung derart, daß kein Trockenstreß bei der Vegetation auftreten kann.

„Regenwälder der Tropen" ist zunächst einmal eine strahlungsklimatische Festlegung auf jenen Breitenausschnitt der Erde, in welchem die Sonne mittags das ganze Jahr über hoch bis sehr hoch, wenigstens einmal, normalerweise zweimal im Jahr sogar senkrecht am Himmel steht. Wenn man sich die wahre Verbreitung des immergrünen Regenwaldes etwas genauer ansieht, so ist „tropisch" sogar nicht hinreichend. Man muß mindestens „innertropische", könnte auch „äquatoriale Regenwälder" sagen. Damit wäre nämlich der Tatsache Rechnung getragen, daß in den betreffenden Erdgegenden die Sonne den größten Teil des Jahres mittags nur unmerkbar wenig und für relativ kurze Perioden auch nicht mehr als 20 bis 30° vom senkrechten Stand abweicht. Das hat erhebliche Konsequenzen für die Eindringtiefe des Sonnenlichtes in den Wald selbst, da mit dem hohen Sonnenstand die geringste Schattenwirkung von Blättern und Ästen verbunden ist. Es wird in entsprechenden Beschreibungen der bestandsklimatischen Bedingungen zwar immer mit Recht angeführt, daß am Grund tropischer Regenwälder nur ein mildes Dämmerlicht herrsche. Aber immerhin noch Dämmerlicht, würde ich sagen, trotz eines Bestandes von drei Baumstockwerken, zusammen 40 bis 60 m hoch und dicht durchsetzt von Lianen, Epiphyten, Bodensträuchern und Kräutern, die zusammen eine Biomasse ausmachen, die mit 500 bis 600 t pro ha fast doppelt so groß ist wie in außertropischen Wäldern[2]).

Für die über längere Zeiträume gemittelten Wärmebedingungen im äquatorialen Kerngebiet feuchttropischer Tieflandswälder können die Aufzeichnungen in Pará an der Amazonasmündung als charakteristisch gelten: das ganze Jahr über ein fast gleichmäßiger Tagesgang zwischen 23°/24° am frühen Morgen nach äußerst schwacher nächtlicher Abkühlung und ungefähr 30° vom späten Vormittag bis weit in den Nachmittag hinein. Es sind nicht die heißesten Tropen – die liegen jeweils 10 bis 20 Breitengrade südlich oder nördlich des Äquators außerhalb des Regenwaldes – es sind die gleichmäßig wärmsten.

Die Extreme werden abgeblockt durch die Bewölkungs- und Luftfeuchtebedingungen. Die Wolkenbedeckung erlaubt in Regenwaldgebieten in den strahlungsreichsten Jahreszeiten ausnahmsweise um 55 bis 60%, normalerweise weniger als 40% der möglichen Sonnenscheindauer. Und nachts wech-

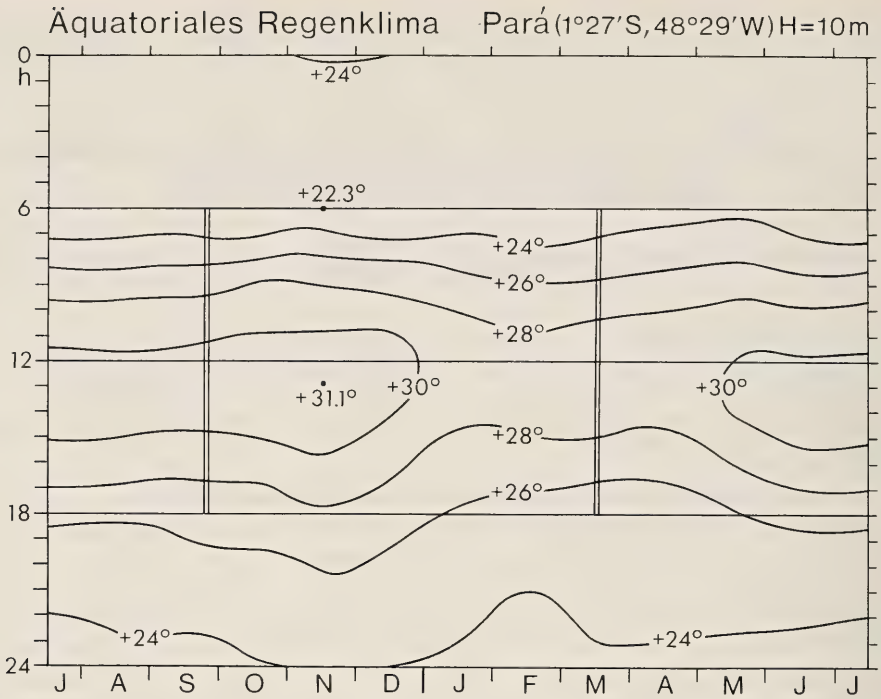


Fig. 1: Mittlerer Tages- und Jahresgang der Lufttemperatur im äquatorialen Regenwaldklima. Aus: BLÜTHGEN-WEISCHET, 1980.

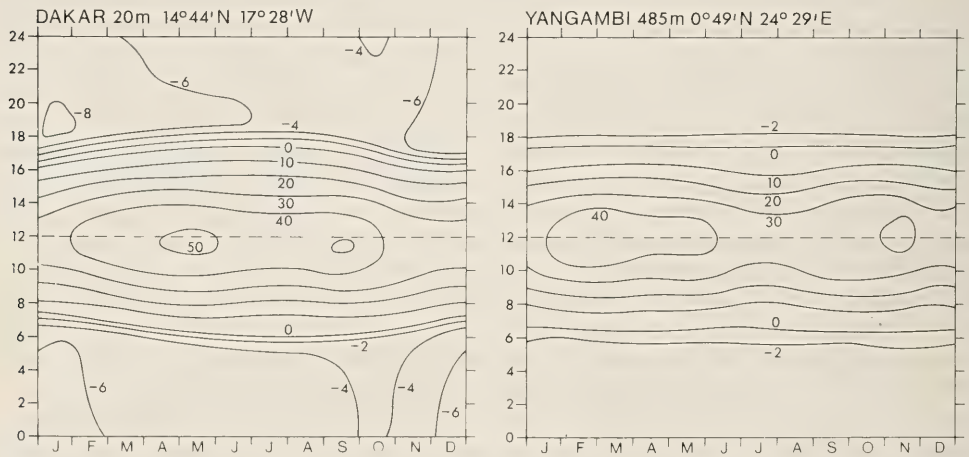


Fig. 2: Mittlerer Tages- und Jahresgang der Strahlungsbilanz im äquatorialen Regenwaldklima (Yangambi) im Vergleich zum wechselfeuchten Klima der äußeren Tropen (Dakar) Werte in cal pro cm² und Stunde. Aus: A. KESSLER, 1973.

selt zwar die Art der Wolken von vorwiegend aufgetürmter Quell- zu flacherer Schichtbewölkung am frühen Morgen, der Bedeckungsgrad aber wird nur unwesentlich kleiner. Zusammen mit der hohen Luftfeuchte wird dadurch eine effektive Ausstrahlung und Abkühlung verhindert. Die klarsten Stunden sind gewöhnlich die am späteren Vormittag, nachdem die Schichtwolken verdampft sind und be-

vor die Quellwolken wieder in Aktion treten. Aber man muß sich hüten, aus dieser Tendenzangabe einen realen, täglich ablaufenden und dem Erleben sich einprägenden Schematismus zu machen. Was sich einem einprägt, ist die Monotonie der schweißtreibenden Schwüle bei Tag und Nacht und die Seltenheit klaren Himmels. Wolken und Wasserdampf sind es auch, welche im Mittel die Werte der über dem Regenwald (z. B. Yangambi) zu registrierenden Bilanzen der Strahlungsenergie nicht übertrieben hoch werden lassen, jedenfalls niedriger als in den äußeren Tropen (Dakar) halten.

Über die Fakten hinaus soll uns die Frage interessieren, wie die Gleichförmigkeit der thermischen Bedingungen auf Treibhausniveau von der atmosphärischen Zirkulation gewährleistet wird, wo doch sonst auf der Erde der stete Wechsel in der thermischen Skala von Wärme oder Hitze und Kühle bzw. Kälte wegen des Energieaustausches zwischen Tropen und hohen Breiten geradezu systemnotwendig ist. Der eigentliche Grund ist der Gürtel von ausgedehnten Hochdruckgebieten, welche im Übergangsbereich zwischen den strahlungsklimatischen Subtropen und Tropen als dynamische und semi-

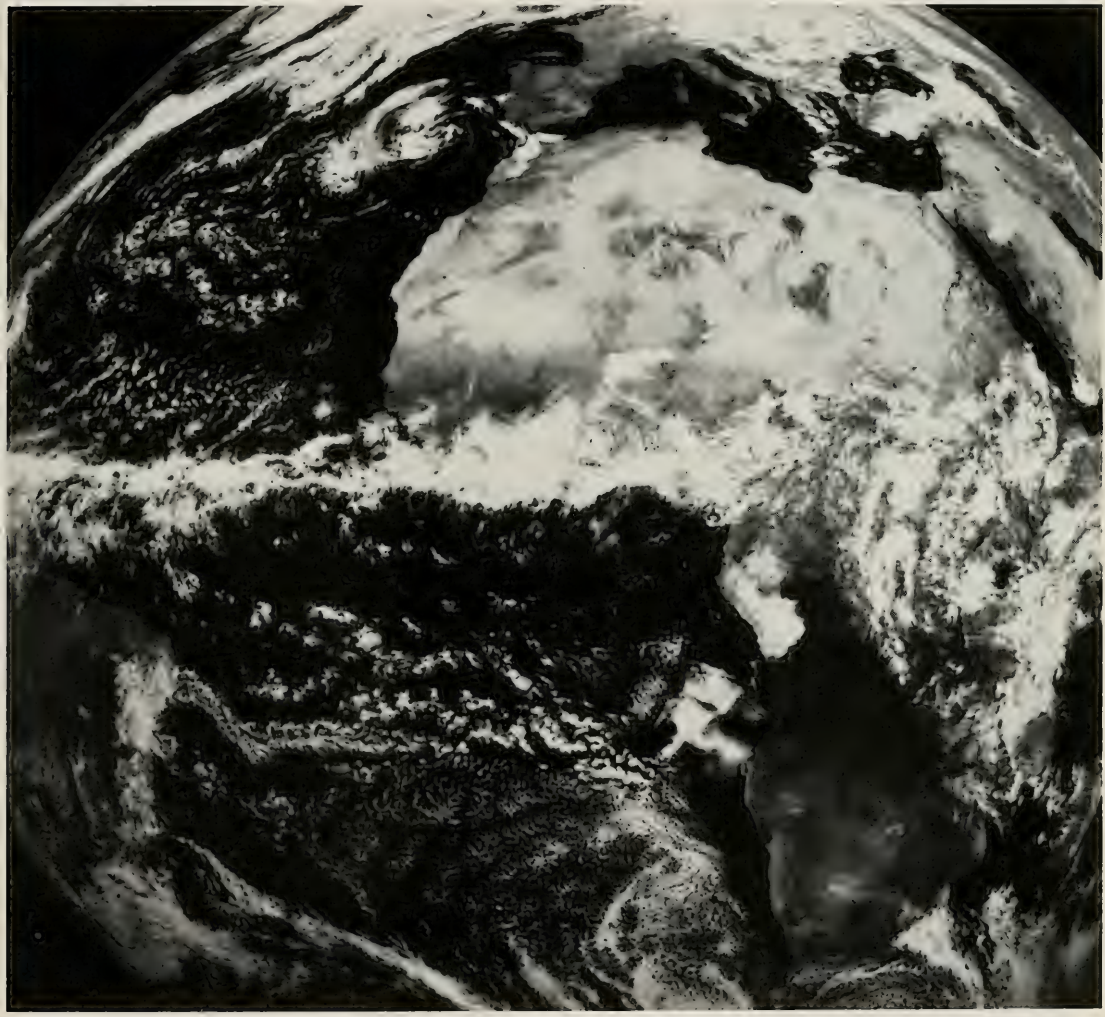


Abb. 1: Ausschnitt aus der METEOSAT-Aufnahme vom 7. Juli 1979, 1155 GMT, Kanal VIS 2. Interpretation der atmosphärischen Vorgänge im Text. (METEOSAT image supplied by the European Space Agency. Operations Centre Darmstadt.)

permanente Ergebnisse der globalen Großzirkulation auftreten. Sie sind die Sperrgürtel, welche die thermische Veränderlichkeit der Außertropen von den Tropen fernhalten. Auf der Aufnahme des geostationären Wettersatelliten der European Space Agency, dem METEOSAT-Image vom 7. Juli 1979 mittags, kann man den Wirkungsmechanismus geradezu sehen. Über dem Atlantik stößt auf beiden Halbkugeln Kaltluft aus höheren Breiten gegen die Tropen vor. Man sieht es an der Anordnung der Wolken zu geometrischen Figuren, welche die Form von Ausstülpungen haben, mit relativ engen Bögen ansetzend und – wegen der Flächenvergrößerung – gegen die niederen Breiten hin zu immer weiteren Bögen ausladend. Auf dem zurückgelegten Weg süd- bzw. nordwärts wird die Kaltluft mit der Zeit schon angewärmt. Jeweils etwas jenseits des Wendekreises endet das Bewölkungsmuster des Kaltlufteinbruchs, abgelöst von einer breiten, fast wolkenlosen Zone. An diese schließt sich – auf der Nordhalbkugel besonders deutlich – eine Zone bis nahe an den Äquator mit NW-SE-orientierten Wolkenstraßen an. Beim Vergleich mit der entsprechenden Luftdrucksituation in der synoptischen Karte liegt über dem wolkenfreien Breitenabschnitt der Kern, die Achse der subtropisch-randtropischen Antizyklone. Hier im Zentrum der Antizyklone, wo die vertikalen Absinkbewegungen besonders effektiv sind und wo dagegen in der Horizontalen Stillstand oder Umlaufen der Luftbewegung vorherrscht, wird die von Norden eingeflossene ehemalige Kaltluft vollends den am Rand der Tropen herrschenden thermischen Bedingungen angepaßt. Sie wird von einer Außertropen- zur Tropikluftmasse transformiert.

Der Luftmassenausfluß auf der Äquatorseite der Antizyklone ist durch seine charakteristische Richtung als Passatströmung zu interpretieren und als solche Glied des tropischen Teiles der Allgemeinen Zirkulation.

Durch den kontinentalen Teil der Antizyklonen durchzuschlüpfen, hat äquatorwärts vordringende Kaltluft erst recht keine Chance, da die Erwärmung durch die sehr viel stärker erhitzte Landoberfläche noch effektiver als über dem kühleren Ozean ist.

(Es gibt auf der Erde eine Gasse der Kaltluftgefährdung in den Tropen; und zwar auf der Ostseite Südamerikas. Wenn antarktische Kaltluft über die Meereisdecke auf das winterliche Ostpatagonien und von dort bei entsprechender Druckkonstellation relativ rasch über die Pampa und die La Plata-Paraguay-Senke nordwärts geführt wird, so kann am Rande der Tropen Südbrasiliens noch der Kaffee erfrieren und im Amazonasbecken ein sog. Friagem einen extremen Temperatursturz auf Werte um 15 bis 18° C verursachen.)

Die Tatsache, daß es innerhalb der Tropenzone normalerweise keine Luftmassengegensätze wie in den Außertropen gibt, hat bezüglich der Absicherung der tropischen Regenwälder in hygrischer Hinsicht die Folge, daß die Regen nicht aus weiträumigen Wolkenfeldern im Zusammenhang mit Wetterfronten fallen, sondern aus Konvektionswolken stammen, also aus in der Horizontalen relativ begrenzten Wolkentürmen, die ihre Entstehung der thermischen Konvektion verdanken. Die weniger hohen und oben nicht von einem – im Bild faserigen – Eiswolken- (Cirren) Schirm gekrönten sind Cumuli congesti, die mit Eiswolke oben echte Gewitterwolken-Cumulonimben. Auf den Satellitenbildern erscheinen die letzteren durch den Zusammenschluß der riesigen Cirrenschirme in der Form mehr oder weniger ausgedehnter Cluster (d. s. Gewitterwolkenagglomerationen). Die kleineren unter diesen haben Durchmesser von 50 bis 100 km, die größeren von einigen hundert Kilometern. Die Cumuli congesti decken als Wolkenfeld nicht den ganzen Untergrund ab. Ihr Weiß ergibt mit dem dunkler durchscheinenden Regenwald im Satellitenbild nur ein Mischgrau[3]).

Die Niederschläge aus solchen Wolken sind Schauer sehr unterschiedlicher Intensität. Mal ist es nur eine kurze Husche von kaum mehr als 1 oder 2 mm, ein ander Mal schüttet es eine halbe Stunde derart, daß selbst die Vögel zu Fuß gehen. Von der kinowirksamen Vorstellung, daß am Ende eines drückend-schwülen Tages abends der erlösende Tropensturzregen mit schöner Regelmäßigkeit niedergehe, wie es auch noch in manchen, sonst durchaus wissenschaftlichen Werken zu lesen steht, sollte man sich frei machen. Die Realität sieht in Meßwerten so aus, daß zwei relativ ausgeprägte Regenzeiten, – die eine im August, September, Oktober, November, die andere im Februar, März, April, Mai –, unterbrochen werden von relativen Trockenzeiten jeweils um die Winter- und Sommersonnenwende, die eine meist deutlicher, die andere weniger deutlich ausgeprägt. Die Regenzeiten sind durch häufigere, als Einzeler-

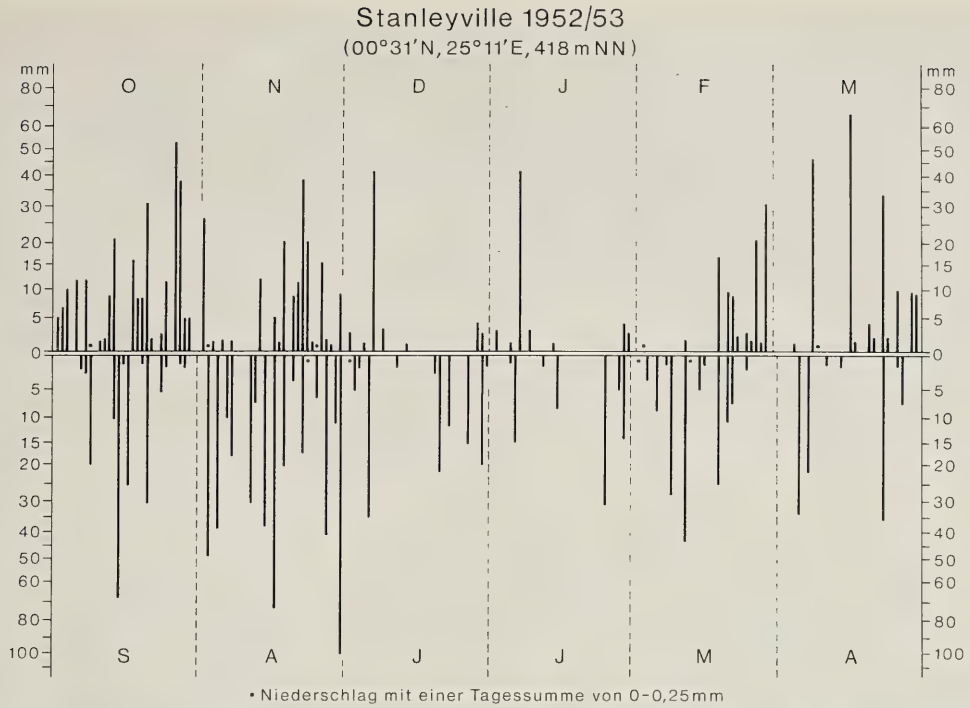


Fig. 3: Für die äquatorialen ,,immerfeuchten Tropen" typischer Jahresablauf der Niederschläge, aufgelöst nach den Tagessummen. Die Monate sind nach den natürlichen Jahreszeiten geordnet, angefangen mit dem Oktober.

eignisse weniger ergiebige Niederschlagsereignisse ausgezeichnet; in den sog. Trockenperioden regnet es weniger häufig, dafür aber mit stärkeren Güssen. Da 50 bis 60 mm Regen, verteilt über einige Tage im Monat, im äußersten Fall ausreichen, um bei der vorhergegangenen guten Bodenwasserversorgung einen Trockenstreß der Vegetation zu vermeiden, kann man das Regenwaldklima mit Recht als ,,immerfeucht" bezeichnen.

Einen Eindruck von den Zirkulationsprozessen, welche die ganzjährige Regenversorgung gewährleisten, vermögen wieder zwei Satelliten-Aufnahmen zu vermitteln. Das tropisch-konvektive Niederschlagssystem ist ganz allgemein gekoppelt an den Jahresgang der Einstrahlung im Zusammenhang mit der – scheinbaren – Wanderung der Sonne zwischen den Wendekreisen. Die Regenzeit der äußeren wechselfeuchten Tropen fällt jeweils auf die Zeit des höchsten Sonnenstandes. Es sind ,,Zenitalregen". Die beiden METEOSAT-Aufnahmen repräsentieren jeweils den Höhepunkt des Nordsommers im August bzw. des Südsommers im Februar. Über dem Atlantik verläuft eine Hauptbewölkungs- und Niederschlagszone, die relativ schmal ist und auch nur eine relativ geringe Breitenverlagerung im Wechsel der Jahreszeiten durchmacht. Dynamisch-klimatologisch gesehen ist das die ,,Innertropischen Konvergenzzone" zwischen dem NE-Passat der Nord- und dem SE-Passat der Südhalbkugel[4]). Bevor man die täglichen Satelliten-Aufnahmen zur Verfügung hatte, übertrug man die Modellvorstellung von der Konvergenz und ihrem jahreszeitlichen Wandern auch auf die kontinentalen Bereiche der Tropen. (Man liest entsprechende Darstellungen noch in den meisten Lehrbüchern.) Aber das ist unzulänglich, weil man auf diese Weise nicht der Tatsache gerecht werden kann, daß über den Kontinenten sich die Zone mit konvektivem Witterungsgeschehen anstatt nur über ein paar hundert Kilometer über 1500 bis 2000 km erstreckt und dadurch selbst bei den extremen Nord- und Südlagen des Schwerpunktes der Zenitregen jeweils die Mittellagen um dem Äquator mit abdeckt. So bleiben die sog. kleinen und großen Trockenzeiten im Bereich des innertropischen oder äquatorialen Regenwaldes immer

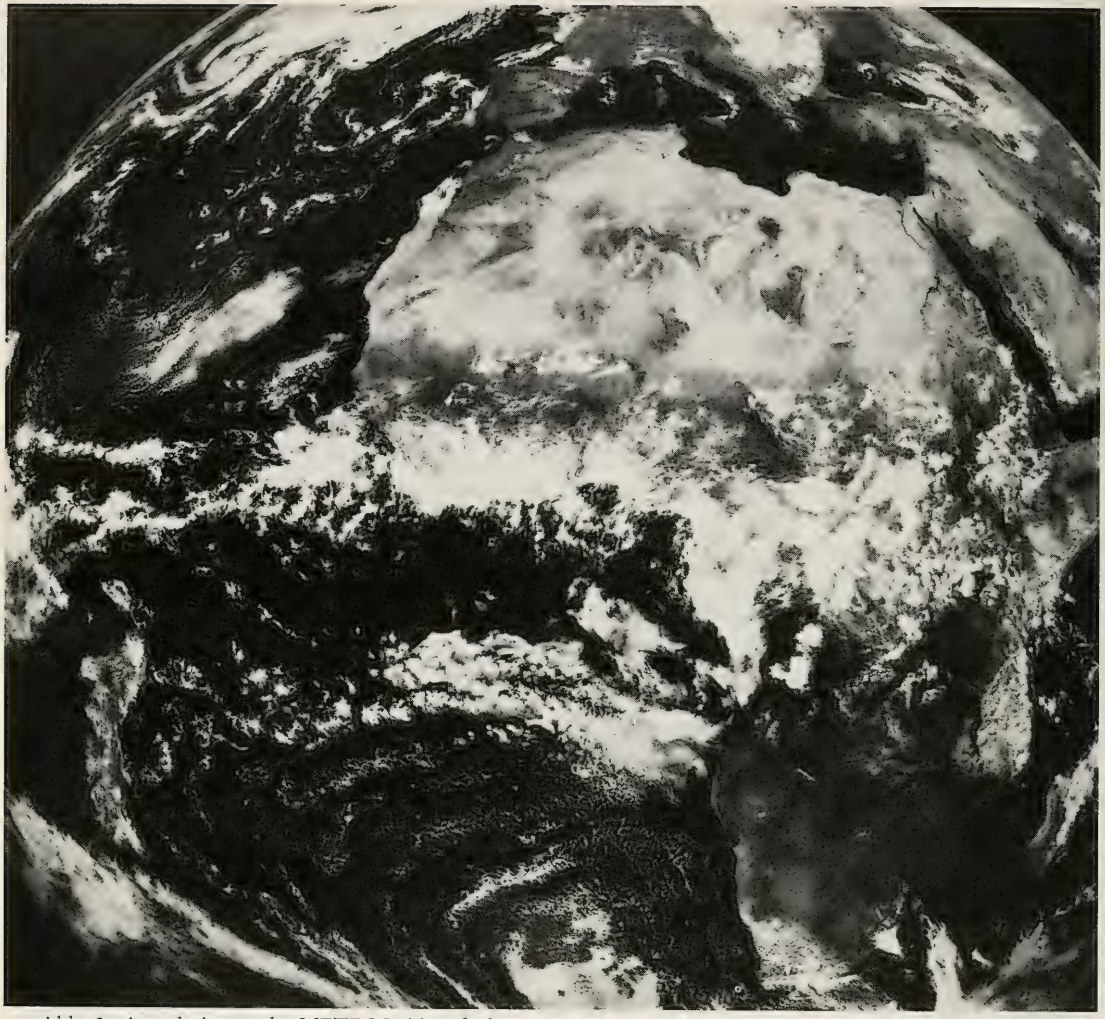


Abb. 2: Ausschnitt aus der METEOSAT-Aufnahme vom 20. August 1978, 1155 GMT, Kanal VIS 2. Die Aufnahme repräsentiert in der Bewölkungsverteilung im Bereich der Tropen die Jahreszeit des Nordsommers mit dem Schwerpunkt der Zenitalregen nördlich des Äquators, wobei über dem Kontinent aber die gesamten äquatornahen Gebiete, also auch die auf der Südhemisphäre, mit einbezogen werden. (METEOSAT image, supplied by the European Space Agency. Operations Centre Darmstadt.)

Jahreszeiten ausreichenden Niederschlages, bei dem zwar die Niederschlagsereignisse weniger werden, die Niederschlagssummen aber ausreichend bleiben, wie in der Fig. 3 gezeigt. Der Grund für die breite Konvektionszone über Land ist keine Konvergenz zwischen Passaten, die Luftmassen von weither gegeneinander führen, sondern einfach die Tatsache eines ausgedehnten innertropischen kontinentalen Tiefdrucksystems, das mit dem Sonnenstand nur seinen Schwerpunkt nord- und südwärts verlagert und in seinem Wirkungsbereich auf Grund seiner innerzyklonalen Strömungsstruktur Konvektionswolkenbildung zuläßt.

Bei dieser Sicht wird auch einem ökologisch folgenschweren Irrtum vorgebeugt, nämlich dem, daß das über den Regenwaldgebieten niederkommende Regenwasser vorwiegend genährt wird aus einer Zufuhr von Wasserdampf von den verdunstenden Wasserflächen der Ozeane. Inzwischen ist mit ver-

Abb. 3: Ausschnitt aus der METEOSAT-Aufnahme vom 21. Febr. 1978, 1155 GMT, Kanal VIS 2. Während über dem Ozean der Bewölkungsgürtel der Innertropischen Konvergenz-Zone nur um wenige Breitengrade weiter äquatorwärts als während des Nordsommers liegt, hat sich über dem Kontinent nun zur Zeit des Südsommers der Bereich mit konvektiver Niederschlagsbewölkung schwerpunktmäßig auf die südhemisphärischen Tropen verlagert. Die Äquatoralregion der Nordtropen bleibt eingeschlossen in diesen Bereich. (METEOSAT image, supplied by the European Space Agency, Operations Centre Darmstadt.)

schiedenen Methoden der sichere Nachweis möglich und geliefert[5]), daß gut die Hälfte der Jahressummen der Gebietsniederschläge in den feuchten Tropen auf dem sog. kleinen Wasserkreislauf beruht, d. h. auf dem recycling des Wasserdampfes, der von der Vegetations- und Landoberfläche in die Atmosphäre verdunstet und hier sofort wieder in Wolken und Niederschlag umgesetzt wird, ohne daß der größere Umweg über Abfluß zum Meer, dortige Verdunstung und Rücktransport des Wasserdampfes zum Land hin genommen wird. – Der tropische Regenwald trägt also durch seine hohe Evaporationsrate erheblich zur Selbstabsicherung seiner Existenzbedingungen in hygrischer Hinsicht bei.

Beseitigung des Waldes bedeutet konsequenterweise bei Vergrößerung des Abflusses zum Meer Verminderung der Evapotranspiration und damit Verminderung der Effizienz des kleinen Kreislaufes,

was gleichbedeutend mit Abnahme der Gebietsniederschläge ist. Trocknerwerden des Klimas auf diesem Wege ist eine sichere Konsequenz großflächiger Waldbeseitigung. Es ist nicht der einzige Weg, potentieller Klimaänderung. Auf die anderen kann aber nicht mehr eingegangen werden[6]).

Nicht minder wichtig wie der Gesichtspunkt der klimatischen Absicherung des tropischen Regenwaldes ist derjenige der Absicherung seiner Existenz gegenüber den Lebensraumansprüchen des Menschen. Bei aller Berechtigung der besorgten Hinweise auf die progressive Vernichtung tropischer Regenwaldbestände in der Gegenwart muß man zunächst aber einmal von dem Faktum ausgehen, daß nach Schätzungen der Experten auf ca. 60% ihres Klimaxareals die tropischen Regenwälder noch im natürlichen oder einem dem natürlichen nahekommenden Zustand vorhanden sind[7]). Das ist ein bemerkenswert hoher Prozentsatz angesichts der Tatsache, daß von den Wäldern der Subtropenregion und denjenigen der sog. gemäßigten Breiten fast nichts mehr im Naturzustand erhalten ist. In den Subtropen ist der Wald schon seit dem Altertum vernichtet; in unseren Breiten war Ende des vergangenen Jahrhunderts auch nichts mehr vom natürlichen laubwerfenden Wald der Mittelbreiten vorhanden. Daß in Deutschland heutzutage fast 40% der Fläche wieder waldbedeckt ist, verdanken wir rigorosen Eingriffen autoritär regierender Obrigkeiten und der Forstwirtschaft. Im Grunde ist der Mensch bei seinem Bestreben, im Laufe der Kulturentwicklung die Naturlandschaften dieser Erde zu seinen Wirtschafts- und Lebensräumen umzuwandeln, der natürliche Feind des Waldes. Im frühen Stadium der Sammler und Jäger waren die offenen Waldsteppen und Steppen sein Revier; die Hauptnahrungs- und Kulturgewächse des Menschen als Ackerbauer sind von Natur aus Steppenpflanzen; wo sie heute in großem Stil intensiv angebaut werden, sind die Landschaften zu „Kultursteppen" geworden, auch wenn dort vorher Wald gestanden hat. Für solche Umwandlung genügten im vergangenen Jahrhundert in den Kolonisationsgebieten der Neuen Welt 50 bis 75 Jahre.

Vor diesem Hintergrund muß man es sehen, daß vom tropischen Regenwald heute noch mehr als die Hälfte intakt vorhanden ist, vor hundert Jahren vielleicht sogar $^3/_4$ des Klimaxareals vorhanden war.

Bei der Frage nach den Gründen dafür müssen die früher häufig geäußerten Argumente, daß das Regenwaldklima für den Menschen auf die Dauer nicht erträglich sei, und daß er deshalb den Regenwald gemieden habe, ausscheiden, da es an vielen, freilich eng begrenzten Stellen alte Kulturgebiete mit extrem hoher Bevölkerungsdichte unter den gleichen Klimabedingungen gibt, wie in der noch fast menschenleeren Umgebung. (Beispiele: Java im Vergleich zu Kalimatan [Borneo], das Nigerdelta in Nigeria, die Städte Iquitos, Manaus, Belém im unbesiedelten Amazonien).

In diesen räumlich begrenzten Dichtegebieten menschlicher Besiedlung im Verbreitungsgebiet tropischer Regenwälder ist die Natur ebenso total in eine Kultur- und Wirtschaftslandschaft umgewandelt worden wie in den Außertropen auch. Aber warum sind es – vor allem in Afrika und Südamerika – nur Inseln in einer im großen Überblick noch mit 1 bis 2 Einwohnern pro km² fast menschenleeren Weite und warum sind gerade im südostasiatischen Regenwald die Kulturräume im Vergleich zu den anderen Gebieten besonders ausgedehnt?

Als Ergebnis langjähriger Bemühungen, dem vielschichtigen Problem durch die vielen sozio-ökonomischen Vordergrundargumente hindurch auf den Grund zu kommen, habe ich 1977 ein Buch geschrieben mit dem Titel „Die ökologische Benachteiligung der Tropen"[8]), in dem eine naturwissenschaftliche Ableitung dafür gegeben wird, was ich heute einmal so formulieren möchte:

> Bis auf besondere Gunsträume, welche mit einem Flächenanteil von 15–20% arealmäßig als Ausnahmegebiete zu quantifizieren sind, ist der Mensch in seiner Wirtschafts- und Kulturentwicklung am Ökosystem Tropischer Regenwald gescheitert; und er ist auch am Ende des 20. Jahrhunderts nicht in der Lage, aus 80 bis 85% des Areals tropischer Regenwälder nachhaltig tragfähige Lebens- und Wirtschaftsräume zu machen. Wo er es trotzdem versucht, kommt allenfalls ein kurzzeitiger Raubbau heraus.

Im Folgenden werde ich nun zunächst von diesen 80 bis 85% des Areals[9]) sprechen; die Begründung der Ausnahmegebiete ergibt sich am Ende aus der gleichen Argumentationskette.

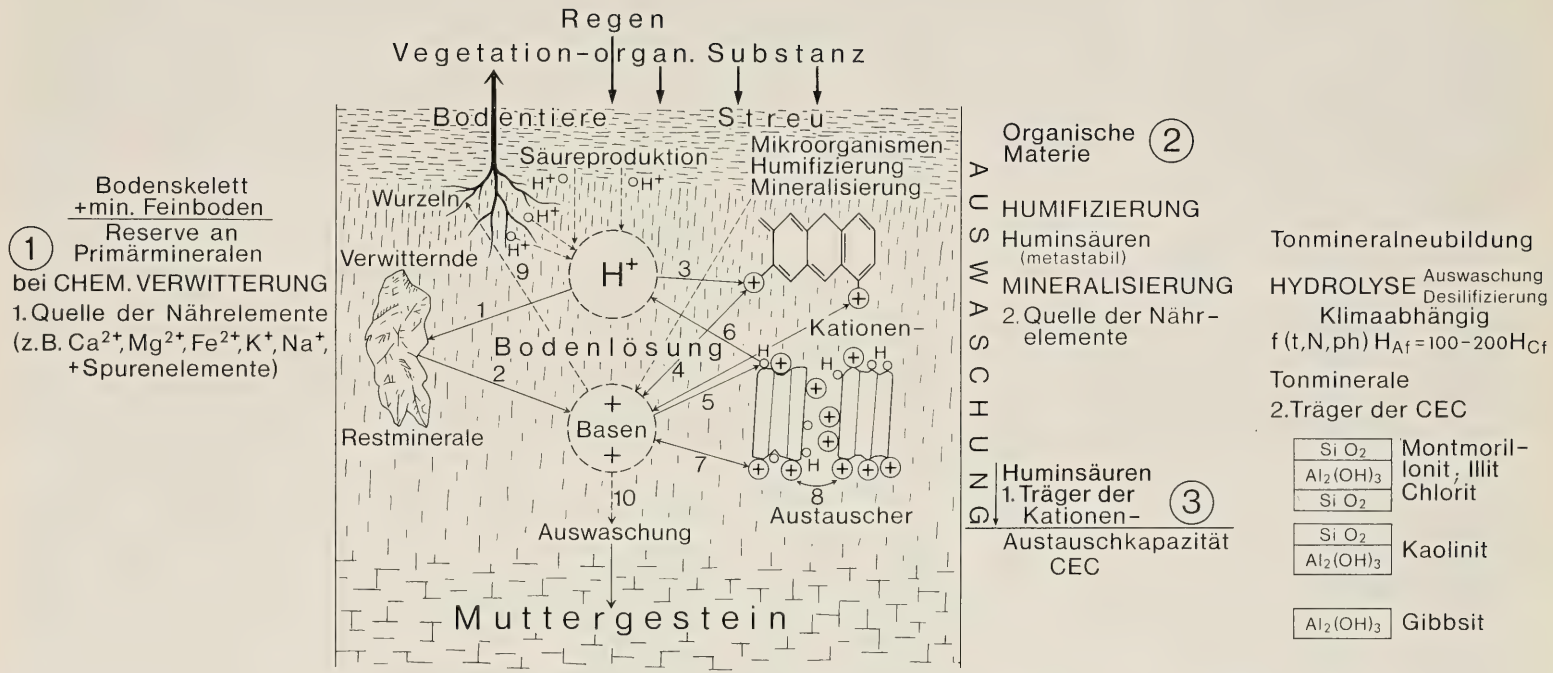


Fig. 4: Schematisierter Überblick über die ökologisch ausschlaggebenden Bodeneigenschaften. Restmineralgehalt, Gehalt an organischer Substanz und Kationenaustauschkapazität (CEC). Erläuterung im Text.

Grund für das Scheitern ist letztlich das agrartechnische Unvermögen, die für den tropischen Regenwald arealmäßig vorherrschenden und charakteristischen Böden zu nachhaltig produktionsfähigen Ernährungsflächen für den Menschen und seine Haustiere zu machen.

Die charakteristischen Bodentypen der Regenwaldgebiete werden von den Bodenkundlern als Ferralsols, Sols ferrallitiques, tropische Podzole, Oxisols, Alfisols, Luvisols, u. a. mehr bezeichnet[10]). Die Fachausdrücke lassen allenfalls beim Fachmann bestimmte Gedankenassoziationen zu ihrer ökologischen Bewertung – auch dann nur im allgemeinen Sinne – zu. Für eine naturwissenschaftliche Ableitung der ökologischen Funktion dieser natürlichen Systeme tropischer Böden bedarf es der Analyse der Funktionsmechanismen.

Von den zahlreichen Eigenschaften, welche die Qualität eines Bodens ausmachen, müssen jene herausgestellt werden, die im ökologischen Zusammenhang die entscheidende Rolle spielen. Ökologisch entscheidend sind letzten Endes jene Qualitäten und Charakteristika, die

1. als Limitierungsfaktoren beim Pflanzenwachstum wirken können, und die zudem
2. beim gegenwärtigen Stand der Kenntnis vom Menschen nicht in großem Stil verändert oder manipuliert werden können.

Unter dieser Randbedingung spielen die folgenden drei Bodeneigenschaften die wichtigste Rolle:

1. der Restmineralgehalt, d. h. die nach der physikalischen und chemischen Gesteinsaufbereitung im Boden verbliebene Menge an Mineralbruchstücken des Muttergesteins. Sie bilden die Mineralreserve und sind die eine von zwei Quellen der für das Pflanzenwachstum unabdingbaren „Nährstoffkationen". Das sind positiv geladene chemische Elemente wie Calcium, Kalium, Natrium, Magnesium, Eisen und eine Vielzahl von Spurenelementen. Sie werden bei der chemischen Verwitterung in die Bodenlösung freigesetzt, aus welcher die Pflanzenwurzeln sie entnehmen.

2. der Anteil der organischen Substanz am Boden. Diese ist einerseits die zweite Quelle der Nährelemente, die bei der Humifizierung und schließlich bei der Mineralisierung ebenfalls in die Bodenlösung freigesetzt werden und beim sog. recycling wieder in die lebenden Pflanzen aufgenommen werden. Bei der Humifizierung bilden sich außerdem die sehr wichtigen Huminsäuren. Sie bestehen aus Makromolekülen, die als „metastabil" bezeichnet werden, was bedeutet, daß sie über eine gewisse Zeit im Boden erhalten bleiben, bevor sie endgültig durch Mineralisierung in ihre anorganischen Grundelemente aufgelöst werden. Die Verweildauer der Huminsäuren ist sehr stark vom Klima abhängig, worauf noch zurückzukommen sein wird.

3. Die Kationenaustauschkapazität. Sie ist die dritte entscheidende Bodenqualität, deren eine Trägerin die Huminsäuren in ihrer metastabilen Phase sind.

Mit ihr hat es folgende Bewandtnis: Es wurde bereits gesagt, daß die pflanzenverfügbaren Nährelemente in die Bodenlösung freigesetzt werden. Bodenlösung ist das mit Nährelementen angereicherte Bodenwasser. Sie muß in humiden Klimabereichen wie dem tropischen Regenwald, in welchem die Regenmengen größer sind als das von Boden und Pflanzenwelt verdunstende Wasser, einer dauernd abwärts gerichteten Bewegung unterliegen. Dieser Vorgang wird Auswaschung genannt. Wenn er genügend lange ungehindert ablaufen würde, müßte er notwendigerweise zum Ruin allen Pflanzenwachstums führen. Verhindert wird die ökologische Selbstzerstörung durch die Kationenaustauschkapazität. Es ist die Fähigkeit eines Bodens, den in die Bodenlösung freigesetzten Kationen eine Zufluchtsstätte vor der dauernden Auswaschung dadurch zu geben, daß die Nährelemente vorübergehend an nicht bewegliche, raumfeste Bodenbestandteile angelagert werden. Als Maß, ausgedrückt in Milliäquivalent pro 100 g Feinboden (mval/100 g), bestimmt die Austauschkapazität die maximale Möglichkeit dessen, was ein Boden pro Gewichtseinheit an Nährelementen in Form von Kationen halten und damit pflanzenverfügbar machen kann. Bei der Agrarkultur bestimmt sie damit auch, wieviel von den durch Düngung zugeführten Nährelementen maximal im Boden aufgenommen und gehalten werden können. Alles was über die Kapazität hinausgeht, wird mit dem Sickerwasser unverwertet ausgespült.

Material		Angenäherte Austauschwerte mval/100 g Trockengewicht*
organisches Bodenmaterial		150-500
Kaolite	Tonmineral-gruppen	3-15
Halloysite		5-10
Chlorite		10-40
Illite		10-40
Montmorillonite		80-150
Vermiculite		100-150
Allophane		25-100
Alluminium- und Eisenhydroxyde		4
Feldspäte	Minerale	1-2
Quarz		1-2
Basalt	Gestein	1-3
Zeolite		230-260

Tab. 1: Repräsentative Kationen-Austauschkapazitäten für verschiedene Bodenmaterialien (aus: BIRKELAND, P. W.: Pedology, Weathering and Geomorphological Research. London 1974).

Der zweite Träger der Austauschkapazität ist neben den Huminsäuren der Tongehalt des Bodens. Allgemein bekannt ist, daß es sich beim Ton um die kleinsten Bodenbestandteile handelt und daß er durch Wasseraufnahme plastisch wird. Erst in den letzten 30 Jahren haben die Anwendung der Elektronenmikroskopie und anderer technischer Verfahren einige im ökologischen Zusammenhang wesentlich wichtigere Eigenschaften des Tons ans Licht gebracht und zwar

a) die, daß es sich um Mikrokristalle handelt, die während der Bodenbildung im Zuge der chemischen Verwitterung, speziell bei der Hydrolyse der Primärminerale, als Mineralneubildungen erst entstehen (Sekundärminerale),

b) daß es verschiedene Tonmineralgruppen von unterschiedlichem kristallographischem Aufbau sowie mit unterschiedlichen physikalischen und vor allem bodenchemischen Eigenschaften gibt. Unter den letzteren spielt die Kationenaustauschkapazität eine folgenschwere Rolle. Aus den Zahlen der Tabelle wird deutlich, daß die Austauschkapazität der Kaolinite drei- bis viermal kleiner als die der Illite und Chlorite, zehn- bis zwanzigmal geringer als die der Vermiculite und Montmorillonite ist.

c) Die dritte ökologisch wichtige Erkenntnis moderner Tonmineralforschung ist, daß die Tonmineralsynthese im Zuge der tropischen Bodenbildung neben einer rezessiven Abhängigkeit vom Ausgangsgestein eine Dominante von der klimatisch gesteuerten Verwitterungsenergie aufweist.

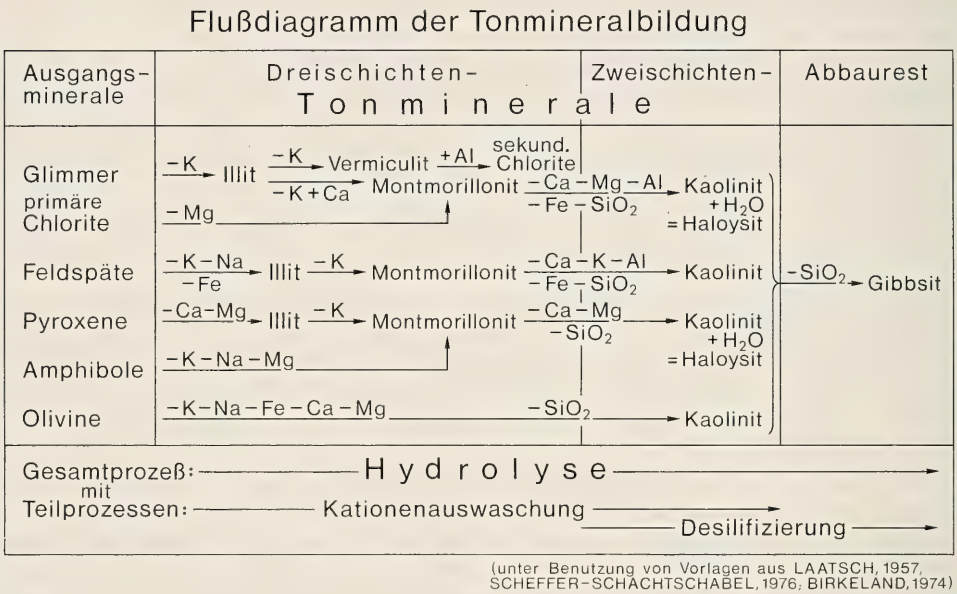
Der Mensch mag alle möglichen, vor allem die hier gleich übergangenen Textureigenschaften der Böden im Interesse verbesserter Produktion manipulieren können, die drei genannten Eigenschaften sind von der Natur vorgegebene Größen, die im großen Stil nicht veränderbar sind. Der Restmineralgehalt ist eine nach oben unverrückbare Größe, die auf dem Weg über Anbau und Entnahme von Nahrungsgewächsen nur verringert werden kann. Der Gehalt an organischen Substanzen mag lokal bis zu einem gewissen Grade manipulierbar sein, im Mittel über große Regionen aber nicht, weil der Humus,

---

*) 1 Milliäquivalent (mval) ist definiert als 1 Milligramm (mg) H^+-Ionen oder die Menge irgendeines anderen Kations, das dieses mg H^+ ersetzt, bezogen auf 100 g ofentrockene Substanz. Ein Wert von 10 mval/100 g bedeutet, daß z. B. 100 g trockene Illit-Tonsubstanz 10 mg H^+ absorbieren kann. Von zweiwertig positivem Ca^{++} wird jeweils 1 Ca^{++}-Atom benötigt, um 2 H^+ zu substituieren. Da Ca das Atomgewicht 40 gegenüber 1 von H hat, werden für 1 mval H^+ 40/2 mg Ca, für 10 mval 400/2 = 200 mg Ca benötigt. Bei K^+ (Atomgewicht 39) wären es 390 mg pro 100 g Illit.
Die Austauschkapazität wird bestimmt, indem Boden mit Lösungen von Barium- oder Amoniumsalzen behandelt wird. Das Ba- oder NH_4-Ionen verdrängen dabei die austauschbaren Kationen (Ca, Mg, K usw.) in äquivalenten Mengen. Diese müssen dann in der Lösung bestimmt werden.

Stoff	Großbritannien Gestein %	Großbritannien Verwitterungsdecke %	Mittelmeergebiet Gestein %	Mittelmeergebiet Verwitterungsdecke %	Westghats Gestein %	Westghats Verwitterungsdecke %
SiO_2	49,3	47,0	44,7	35,7	50,4	0,7
Al_2O_3	17,4	18,5	15,5	34,9	22,2	50,5
Fe_2O_3	2,7	14,6	7,5	7,9	9,9	23,4
FeO	8,3	-	3,7	0,7	3,6	-
MgO	4,7	5,2	7,9	3,6	1,5	-
CaO	8,7	1,5	15,3	4,9	8,4	-
Na_2O	4,0	0,3	1,1	0,9	0,9	-
K_2O	1,8	2,5	1,4	3,1	1,3	-
P_2O_5			1,7	2,8		
H_2O	2,9	7,2	0,9	5,8	0,9	25,0

Tab. 2: Chemische Zusammensetzung des Verwitterungsmantels eines vergleichbaren Ausgangsgesteins unter außertropischen und tropischen Verwitterungsbedingungen (aus SCHEFFER-SCHACHTSCHABEL, 1966).



(unter Benutzung von Vorlagen aus LAATSCH, 1957, SCHEFFER-SCHACHTSCHABEL, 1976; BIRKELAND, 1974)

Fig. 5: Schematische Darstellung der verschiedenen Stadien bei der Neubildung von Tonmineralen im Zuge der chemischen Verwitterung der im Muttergestein enthaltenen Primärminerale.

der an einer Stelle zu einer bestimmten Zeit zugeführt wird, auf anderen Flächen produziert werden muß. Die Kationenaustauschkapazität hat eine durch den Humus und Tonmineralgehalt des Bodens vorgegebene obere Grenze. Sie kann bei sehr saurer Reaktion des Bodens höchstens noch kleiner, aber über die in der vorausgehenden Tabelle angegebenen Maximalwerte hinaus nicht vergrößert werden.

Angewendet auf die Regenwaldgebiete wußte man schon seit einigen Jahrzehnten, daß die Böden nicht nur besonders tiefgründig, steinfrei, skelettarm und, der Farbe nach zu urteilen, auch relativ humusarm sind, sondern auch, daß selbst bei petrographisch gleichem Ausgangsgestein der Verwitterungsmantel eine ganz andere chemische Zusammensetzung aufweist als in den Außertropen (vgl. Tabelle 2). Während z. B. in Großbritannien das prozentuale Verhältnis der chemischen Hauptkomponenten im Verwitterungsmantel eines Doleritbasaltes nicht sehr verschieden von demjenigen im Ge-

stein selbst ist, fehlt unter den Bedingungen feuchttropischer Bodenbildung im Extremfall am Ende neben allen chemischen Substanzen, die als Pflanzennährstoffe in Frage kommen, auch noch fast die gesamte Kieselsäure. Der Nährstoffverlust wird als Auswaschung, der Verlust der Kieselsäure als Desilifizierung bezeichnet. Was die Auswaschung aus der Perspektive der Wachstumsökologie bedeutet, ist leicht einsehbar. Sie führt zu den normalerweise getroffenen Feststellungen, daß die Böden unter den tropischen Regenwäldern z. B. „arm", „nährstoffarm", „unfruchtbar", „ausgelaugt" seien. Nun, das ist zweifellos ein Mangel, jedoch leider nicht der schlimmste.

Seit Ende der 50er Jahre können die Mineralogen nach elektronenmikroskopischen und chemischen Untersuchungen beweisen, daß mit der Desilifizierung der entscheidende Übergang von den relativ austauschstarken Tonmineralgruppen Illite, Chlorite und Montmorillonite zu den austauschschwachen der Kaolinite verbunden ist.

Und inzwischen liegen auch aus vielen Teilen der Tropen in ausreichender Zahl vollständige mineralogische Analysen vor[11]), die in Maß und Zahl belegen, daß in den feuchten Tropen als Folge einer hundert- bis zweihundertmal stärkeren chemischen Verwitterung[12]) als in den feuchten Mittelbreiten und als Folge des relativ hohen Alters die Ferralsole sog. „Kaolisole" sind, d. h. Böden, die in der Tonsubstanz aus Kaoliniten als Tonminerale und sonst aus amorphen Aluminium- und Eisenhydroxyden bestehen und von dort her mit einer äußerst geringen Kationen-Austauschkapazität ausgestattet sind.

Erhebt sich die Frage nach dem Einfluß der Humusstoffe als zweitem Träger der Austauschkapazität. Während – nach Untersuchungen von Sombroek im Amazonasgebiet[13]) – die Austauschkapazität der Regenwaldböden sich mit wachsendem Tongehalt kaum verändert (Werte von 2 bis 4 mval/100 g), ist mit wachsendem Kohlenstoffgehalt, d. h. also mit wachsendem Gehalt an organischen Substanzen, eine eindeutige und rasche Zunahme festzustellen (auf 30 bis 40 mval/100 g Boden bei 3–4% Kohlenstoffgehalt).

> Verallgemeinert heißt das, daß unter den tropischen Regenwäldern der größte Teil der vorhandenen Austauschkapazität an die organischen Bodenbestandteile, also Humus und Huminsäuren, gebunden ist, der Anteil der Tonsubstanz an der Austauschkapazität dagegen vergleichsweise klein ist.

Nun gibt es unter Bodenkundlern verschiedener Provenienz Meinungsverschiedenheiten darüber, wie groß die normalen Humusgehalte tropischer Regenwaldböden sind und ob man die Böden als humusarm bezeichnen soll oder nicht[14]). Keine Meinungsverschiedenheiten gibt es aber darüber, daß die Abbau-, Mineralisierungs-Rate der Humusstoffe unter feucht-tropischen Bedingungen sicher fünfmal größer ist als in den Waldgebieten der gemäßigten Breiten und daß der normale Humusgehalt der Regenwaldböden nur aufrecht erhalten wird durch den entsprechend großen Auftrag von frischer organischer Substanz aus der Biomasse des Waldes (Blattstreu, vermodernde Äste, verwesende Tierleichen)[15]).

Als Konsequenz folgt daraus, daß bei Störung des Gleichgewichtzustandes des Waldes und Umwandlung entsprechender Areale in agrarische Produktionsflächen die Folgen sehr nachteilig sein müssen. Da der Neuauftrag gegenüber dem natürlichen System des Waldes bis auf einen Bruchteil ausfällt (weil ja der größte Teil der produzierten Biomasse als Ernte weggebracht wird), muß die bei Rodung des Waldes vorhandene Humussubstanz des Bodens rapide abnehmen, zumal die Mineralisierungsrate bei der intensiveren Bestrahlung und Belüftung noch ansteigt. Als Richtwert kann man eine Reduktion auf ungefähr die Hälfte innerhalb von 6 Monaten annehmen.

> Das bedeutet, daß ohne Gegenmaßnahmen auf gerodeten Parzellen im Regenwaldgebiet nach der ersten oder zweiten Ernte der Humusgehalt des Bodens als der wesentlichste Träger der Austauschkapazität weitgehend verschwunden ist.

Fassen wir zusammen und ziehen die allgemein bekannten Erfahrungswerte über mitteleuropäische Böden zum Vergleich heran:

In den Außertropen reichen die Verwitterungstiefen im Normalfall mehrere Dezimeter, zuweilen 1 bis $1^1/_2$ m unter die Oberfläche. In den Tropen sind es immer mehrere Meter, nicht selten mehrere

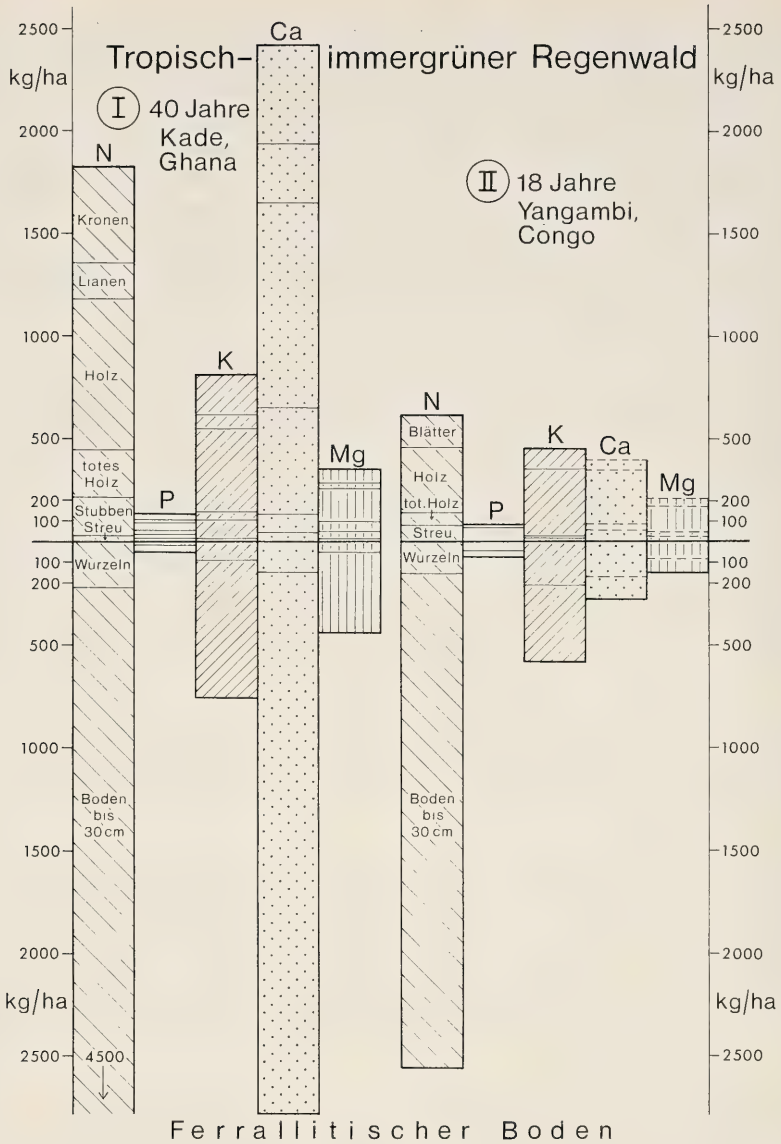


Fig. 6: Verteilung der Nährsubstanzen Stickstoff (N), Phosphor (P), Kalium (K), Kalzium (Ca) und Magnesium (Mg) im System Vegetation plus Boden eines 40 Jahre alten immergrünen Sekundärwaldes über einem forest-oxisol und Phylliten als Gesteinsuntergrund in Kade, Süd-Ghana und einem 18jährigen Sekundärwald über Oxisol in Yangambi, Congo. (Gezeichnet nach den Analysendaten von NYE, P. H. and D. J. GREENLAND, 1960).

Zehner von Metern. Das von der Verwitterung gebildete Material besteht in den immerfeuchten, regenreichen Tropen abseits der Gebirge fast ausschließlich aus steinlosem Feinlehm, in welchem der Anteil an noch nicht chemisch umgesetzten Restmineralen des ursprünglichen Gesteins sehr gering ist. Für die Außertropen ist dagegen charakteristisch, daß bis an die Bodenoberfläche die mehr oder weniger stark zerkleinerten Reste des Ursprunggesteins mengenmäßig deutlich in Erscheinung treten. Dauernd feuchte Tropenböden sind als Folge einer hundert- bis zweihundertfach schneller ablaufenden chemischen Verwitterung an Nährelementen verarmt, ausgewaschen.

Die Tonminerale bestehen in außertropischen Böden im Normalfall aus einem Bouquet regional unterschiedlicher Zusammensetzung aus Illiten, Chloriten und Montmorilloniten, alles relativ siliciumreiche Zwischenstadien der Tonmineralverwitterungskette, während in den feuchten Tropen die kieselsäurearmen Endprodukte Kaolinit und Hydroxyde absolut dominieren. Relativ hohe tonmineralgebundene Kationenaustauschkapazität dort und niedrige in den feuchten Tropen sind die damit notwendig verbundenen Folgen. Der quantitativ wichtigste Lieferant von Nährelementen und ausschlaggebende Träger der Austauschkapazität ist im Regenwaldboden die organische Materie. Bei klimabedingten Mineralisierungsraten, die fünfmal höher sind als in den gemäßigten Breiten, kann ein ausgeglichener normaler Humushaushalt im Boden nur durch extrem großen Auftrag organischer Materie gewährleistet werden. Wenn der wegfällt, verschwindet der Humusgehalt bis auf unwirksame Reste binnen Jahresfrist.

Bei dieser Aufhellung des bodenchemischen Hintergrundes läßt sich in Gedankenexperimenten relativ leicht nachvollziehen, welche Konsequenzen Eingriffe durch den Menschen in das Ökosystem Tropischer Regenwald haben.

Im unberührten tropischen Regenwald funktioniert die Biomassenproduktion (geschätzt werden 32,5 t/ha und Jahr gegenüber 13 t im mitteleuropäischen Buchenwald) in einem direkten Mineralkreislauf[16]) innerhalb eines gegen Nährstoffverluste perfekt abgesicherten Systems (Fig. 7). Dabei stecken von dem im Gesamtsystem Boden + Vegetation enthaltenen Gesamt-Nährstoff-Vorrat außer $^3/_4$ des

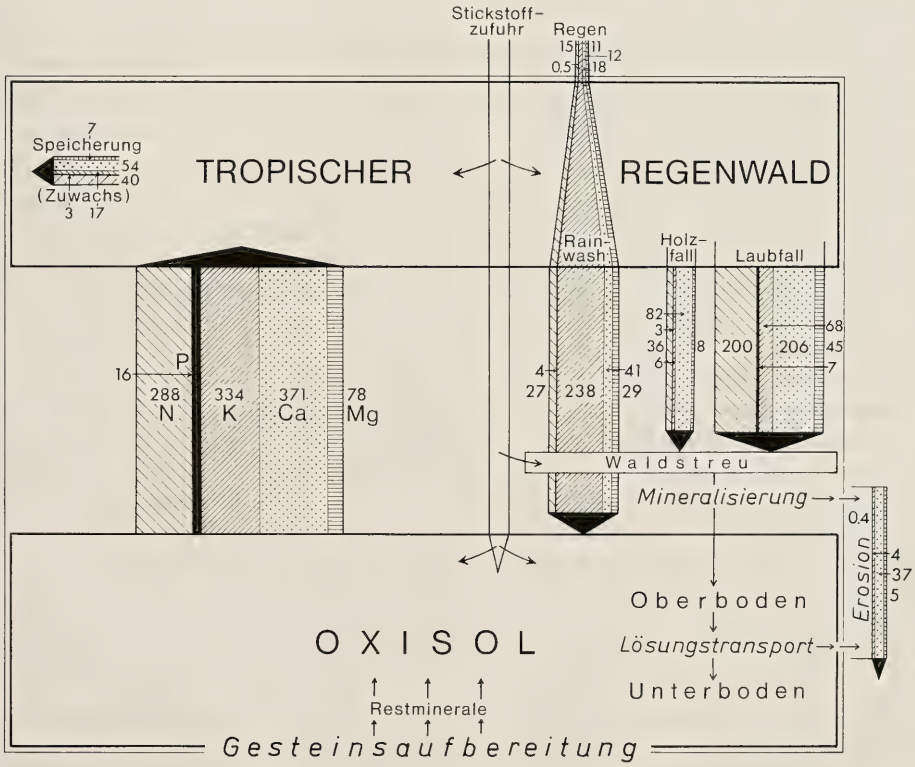


Fig. 7: Schematische Darstellung des – fast geschlossenen – Mineralkreislaufes im Ökosystem eines 40jährigen immergrünen tropischen Regenwaldes in Kade, Süd-Ghana, gezeichnet nach den von NYE, P. H. and D. J. GREENLAND, 1960 angegebenen Daten. (Mengenangaben in kg pro ha und Jahr.)

Kohlenstoffs und mehr als der Hälfte des Stickstoffs auch die deutlich größeren Anteile an Phosphor, Kalium, Calcium und Magnesium in der Biomasse, nur der kleinere Teil im physikalischen System, im Boden bis 30 cm Tiefe (Fig. 6). Durch Regenauswaschung und absterbende organische Substanz von Pflanzen und Tieren werden die mineralischen Nährstoffe über die Humifizierung und Mineralisierung in den Boden gebracht. Hier werden sie aber bereits in den obersten Schichten in den als Nährstoff-Falle wirkenden Mycorrhiza abgefangen. Mycorrhiza sind spezielle Pilzgeflechte an den Nährwurzeln der ausdauernden Pflanzen, mit denen sie in Form eines Mutualismus, eines Dienstes auf Gegenseitigkeit, leben. Sie helfen einerseits, die abgefallenen Pflanzenteile aufzuschließen und fangen andererseits Nährelemente aus der durchsickernden Bodenlösung ab. Die von ihnen aufgenommenen Substanzen geben sie an die Baumwurzeln weiter. Sie verhindern damit eine Auswaschung der bei der Humifizierung und Mineralisierung freigesetzten Nährelemente in tiefere Bodenschichten oder aber in die Fließgewässer, eine sehr wichtige Funktion angesichts der geringen Austauschkapazität, mit der die Böden selbst versehen sind. Der Gegendienst der höheren Pflanzen besteht darin, daß sie die Mycorrhiza mit Produkten der Photosynthese ernähren. Mit Hilfe dieser „nutrient traps" gelangen die Nährelemente aus dem organischen Auftrag auf kurzem Weg wieder in die lebende Biomasse zurück[17]).

So weit ist es noch ein geschlossenes System ohne Nettoproduktion. Durch die Zufuhr geringer Mengen neuer Nährstoffe von außen über den Regen und in sehr bescheidenem Maße auch aus der Mineralverwitterung in den tieferen Bodenschichten kann zusätzlich noch eine Nettorücklage erfolgen, die relativ groß bleibt, weil die Mycorrhiza den Nährstoffverlust durch Erosion praktisch verhindern.

Als sichtbare Auswirkung und Bestätigung dieses direkten Mineralkreislaufes muß man wohl die Tatsache werten, daß über 80% der Wurzelmasse tropischer Regenwälder in den obersten 30 cm des Bodens konzentriert sind[18]).

> Aus diesen Zusammenhängen erahnt man schon, daß das System tropischer Regenwald mit seiner üppigen Biomasse und seiner extrem großen Primärproduktion gegen äußere Eingriffe anfällig ist wie ein Bluterkranker.

Der Mensch, der im frühen Stadium primitiver landbaulicher Tätigkeit Nahrungsgewächse mit der Methode des düngerlosen Anbaus im Bereich des tropischen Regenwaldes zu produzieren versuchte, endete unweigerlich bei der shifting cultivation, also beim Wanderhackbau oder einer der späteren Abwandlungen in Form der Wald-Feld-Wechselwirtschaft, die bis heute im tropischen Afrika und Südamerika die absolut dominierenden Nutzungssysteme sind, im asiatischen Teil der feuchten Tropen noch in vielen Bereichen umgeht und zusammen ein Viertel der gesamten agrarischen Kulturfläche der Erde einnimmt.

Wird der natürliche Wald geschlagen und gebrannt, so wird der in der Biomasse gehortete Nährstoffvorrat zum größten Teil in Form der Aschendünger kurzfristig realisiert, das natürliche System aber gleichzeitig an der entscheidenden Stelle aufgerissen. Die Mycorrhiza stirbt ab, die Nährstoff-Fallen sind damit beseitigt, und die Mineralabfuhr durch Erosion und durch Auswaschung in die Tiefe kann ungehemmt einsetzen. Ein erheblicher Teil der in der Asche vorhandenen Nährelemente geht beim Regenabfluß schon verloren, der andere wird von den Kulturpflanzen gebraucht. Nach zwei bis drei Ernten ist auch der ursprünglich im Boden vorhandene Humusgehalt erschöpft. Die Folge ist ein derart krasser Ertragsrückgang, daß nach 3, spätestens 4 Ernten die gebrannte Parzelle aufgegeben, eine neue nach derselben Methode aufbereitet werden muß. Normalerweise dauert es 12 bis 18 Jahre, bis eine dem natürlichen Zustand vergleichbare Biomasse im Sekundärwald wieder zusammengespart worden ist. Sehr häufig wird aber schon früher wieder gebrannt. Jedenfalls kommt der Mensch später oder früher wieder an dieselbe erste Parzelle, deren Konturen sich aber längst im Wald verloren haben. Diese „Pseudorotation", wie DE SCHLIPPE sie bezeichnet, kann nicht verhindern, daß im Laufe der Zeit die ganze in Rotation bewirtschaftete Fläche immer ertragsärmer wird und schließlich zur Aufgabe von Hofstelle und Wirtschaftsfläche und zum Neubeginn an anderer Stelle zwingt. Das „shift away" mit allen seinen Belastungen ist im Regelfall ein Ereignis, das ein shifting cultivator zwei- bis dreimal in seinem Leben durchstehen muß[19]).

Es gibt zwar Literatur, in der die shifting cultivation als ein besonders ausgeklügeltes System dargestellt wird, um seine Subsistenz mit dem geringsten Arbeitsaufwand zu sichern[20]). Bei genauer Betrachtung ist es aber eine arbeitsaufwendige Wirtschaftsweise; zudem eine Sisyphusarbeit, bei der die ganze Bevölkerung für das Nahrungsmittelaufkommen engagiert ist, eine arbeitsteilige Gesellschaft sich nicht entwickeln kann. Bei Tragfähigkeiten von fünf bis zehn Einwohnern pro km^2 ist wohl die Feststellung von FAO-Experten realistisch, daß – übersetzt – shifting cultivation das größte Hindernis für ein schnelleres Anwachsen der Agrarproduktion ist. Man muß wohl sogar einem intimen Kenner der Kultur der shifting cultivators wie Pierre de Schlippe zustimmen, wenn er feststellt (in Übersetzung), daß das periodische Verlassen der Hofstellen eine der konsequenzenreichsten Eigenschaften der shifting cultivation ist und daß dies als eine traditionelle Begrenzung allgemeinen Charakters das größte Hindernis auf dem Weg allen Fortschritts in Afrika ist[21]).

Wer mit der Philosophie, daß dieses größte Hindernis auf dem Wege des Fortschritts in erster Linie die Folge verbesserungsfähiger Unzulänglichkeiten des wirtschaftenden Menschen bzw. unterentwickelter sozio-ökonomischer Bedingungen ist und daß es nur eine Frage geeigneten Einsatzes von Material und Kapital sei, um es überwinden zu können, wer mit dieser Philosophie als Entwicklungsstrategie z. B. ans Werk geht, der wird um bittere Erfahrungen mit dem Ökosystem Tropischer Regenwald nicht herumkommen und in den meisten Fällen auch vor gescheiterten Projekten stehen. Leider liegen an diesen Irrwegen nicht nur millionenschwere Ruinen von Entwicklungshilfen, sondern auch viele, viele Gräber von Menschen, die den Versuch mit dem Leben bezahlt haben. Kolonisationsprojekte wie die in der Zona Bragantina, den Colônias Agricolas am unteren Amazonas bei Santarem oder an der Transamazônica im Amazonischen Regenwaldgebiet haben ebenso wie die Transmigration aus dem übervölkerten Java nach Sumatra oder Borneo keinen Erfolg in dem Bemühen gehabt, durch regierungsamtlich geplante bessere agrarsoziale Umstände Kleinbauern im Regenwald anzusiedeln[22]). Andererseits sind agrarische Großprojekte der Nordamerikaner im Urwald Perus, bei denen der Einsatz der Maschinen dominierte, ebenfalls gescheitert[23]). Die in den Außertropen so erfolgreiche Technologie des sog. green revolution technological package ist nicht übertragbar, weil die Grundvoraussetzung „optimaler Nährstoffversorgung" der Kulturpflanzen nicht zu gewährleisten ist[24]). Die von der Natur her an Nährstoffen armen Regenwaldböden machen spätestens in der zweiten Anbauperiode nach der Rodung eine künstliche Düngung mit wasserlöslichem Industriedünger notwendig. Die ist aber mit den bei der heutigen Agrartechnik gemeinhin angewandten Methoden nicht zu bewerkstelligen, da künstliche Düngung auf eine ausreichende Austauschkapazität der Böden angewiesen ist. Die entsprechenden Werte betragen bei reduzierten Humusgehalten bei Ferralsolen zwischen 3,5 und 5,5 mval/100 g gegenüber Normalwerten zwischen 20 und 30 mval/100 g bei Braunerden der gemäßigten Breiten. Bei den relativ hohen Niederschlags- und Sickerwassermengen verschwindet daher wasserlöslicher mineralischer Dünger zum größten Teil in der Tiefe und findet sich am Ende als unerwünschte Düngung in den Fließgewässern wieder. Die Folgen für eine Agrarproduktion in Form halbwegs intensiven Dauerfeldbaus sind offenkundig.

Es gilt bis heute, was Roger Revelle, der in den 60er Jahren Leiter eines Kommittees war, das zur Beratung des US-amerikanischen Präsidenten das World Food Problem mit großem Aufwand analysiert hatte, 1976 bezüglich der für Agrikultur zur Verfügung stehenden resources noch einmal feststellte (in Übersetzung): „Für 1,5 Mrd. Hektar in den feuchten Tropen steht – mit Ausnahme der Insel Java und einigen wenigen anderen Gebieten mit tiefen jungverwitterten Böden – gegenwärtig keine Technologie für eine Hochertrags-Landwirtschaft in großem Maßstab zur Verfügung"[25]). Auf Java und die wenigen anderen Ausnahmegebiete komme ich gleich zurück.

Zunächst noch das Problem der Ausnutzung der Regenwaldgebiete als Produktionsräume für den wachsenden Holz- und Fleischvieh-Bedarf der Menschheit. Abgesehen von schwerwiegenden Hemmnissen, wie der raschen Vermehrung von Krankheitserregern bei Monokulturen oder der richtigen Wahl klimaadaptierter Arten bzw. Sorten zum Beispiel, abgesehen von solchen Hemmnissen, die man im Laufe der Zeit möglicherweise „in den Griff bekommt", bleibt immer wieder das gleiche Grundproblem, für das man noch keine Lösungsidee hat, nämlich daß man Biomasse aus einem Pro-

duktionssystem herausnimmt, das vom Menschen künstlich an einer Stelle angelegt worden ist, an welcher das natürliche Produktionssystem, der tropische Regenwald, eindrücklich vor Augen führt, daß dort nur durch geschlossene Systeme ohne Biomassenabtransport, d. h. ohne Nährstoffverlust, nachhaltig prosperierende Existenz von biologischen Systemen möglich ist.

Im Yari-Unternehmen hat Daniel Keith Ludwig mit seinem Milliardenvermögen im Hintergrund auf einem Gebiet von rund 1000 km² Teile des natürlichen Waldes durch Pflanzungen von *Gmelina arborea* bzw. *Pinus caribea* ersetzt, um die geradezu in die Höhe schießenden Bäume in einer schwimmenden Fabrik zum Exportprodukt Cellulose verarbeiten zu lassen. Nach der Investition von nahezu 1 Mrd. Dollar und dem Verschleiß Dutzender von Experten hat er vor 2 Jahren (1980) aufgegeben und sich auf die Ausbeutung ausgerechnet jenes mineralischen Rohstoffes, des Kaolins, zurückgezogen, der als Bestandteil der Böden, auf denen die „Holzfabrik" funktionieren sollte, eine wesentliche Ursache von deren Scheitern ist. Es ist, genau wie in den in den 20er Jahren an den Ford'schen Gummipflanzungen von Fordlandia und Bellterra, wieder ein praktizierter Nachweis dafür, daß es mit den bisher bekannten Techniken nicht gelingt, „das Amazonische Urwaldgebiet in ein Land hoher und dauerhafter, exportierbarer Bioproduktion zu verwandeln"[26]).

Die Rinderfarmen von VW do Brasil liegen schon am Rande des Regenwaldgebietes und dazu im Fußbereich eines kristallinen Mittelgebirges. Sie funktionieren bei sehr kleinem Viehbesatz, wenn man die Mineralernährung der Tiere durch Verfütterung importierter Mineralgemische sicherstellt. Es gibt sicher genügend politische Argumente für die Erschließung der Randgebiete des Amazonischen Regenwaldes auf diese Weise mit großen Viehfarmen. Man möge sich aber nichts vormachen: nur in der politischen Richtung sind die Argumente plausibel; und man möge andererseits auch einsehen und eingestehen, daß vom rein wirtschaftlichen Standpunkt die dünn bestockten Viehweiden über importierten afrikanischen Steppengräsern die extensivste aller denkbaren Nutzungsmöglichkeiten und ihre Anwendungen selbst am Rande des Regenwaldgebietes ökologisch gesehen ein Zuschußunternehmen ist [27]). Diese Einsicht ist notwendig, um sich vor übertriebenen Ansprüchen und Zukunftsperspektiven zu schützen.

Der Einsicht in das ökologisch Mögliche als Schutz vor Übertreibung in den Ansprüchen an den tropischen Regenwald bedarf es auch bei der Nutzung des natürlichen Waldes als Lieferant von Gebrauchsholz. Die Gewinnung hochwertiger Tropenhölzer und von Brennholz zur Energieversorgung, beide mit Hilfe der „sanften Technologie" geerntet, ist eine den ökologischen Bedingungen am besten angepaßte Nutzungsart. Die unter der Bedingung nachhaltiger biologischer Reproduktion für den Regenwald Zaires von Grammel[28]) auf 0,5 bis 2 m³ pro ha und Jahr abgeschätzten Nettoproduktionswerte zeigen beim Vergleich mit Wäldern der Bundesrepublik (4,5 m³) oder Baden-Württemberg (7 m³/ha und Jahr) doch auch hier die engen Grenzen. Und wenn die von der FAO vertretene Auffassung stimmt, daß zur Gewinnung von 10% eines Regenwaldbestandes 55% der umliegenden Kronenblattmasse zerstört wird, und daß 10% des durch Stammholznutzung aufgeschlossenen Waldareals durch nachrückende squatter durch Brennen in clearings für shifting cultivation verwandelt werden[29]), so muß die Holzgewinnungstechnologie noch sanfter, d. h. bestandschonender werden[30]).

Und nun noch die Ausnahmegebiete, für die all das nicht gilt, was bisher hinsichtlich der Restriktionen und des Scheiterns gesagt worden ist. Die Argumentation geht auf dieselben Grundelemente, nämlich Mineralreserve, Austauschkapazität und deren Konsequenzen zurück. Klassisches Beispiel für den gravierenden Gegensatz ökologisch unterschiedlich begründeter Lebensräume ist Java mit Bali und Lombok im Vergleich zu Sumatra und Kalimatan (Borneo).

In Java rechnen agrarwirtschaftlich begründete Lebensräume mit 200–300 E/km² zu den relativ dünn besiedelten. Normalwerte liegen bei 400 E/km², Extremwerte bei 800–1000. In Sumatra hingegen sind Gebiete mit 100–200 E/km² Dichtegebiete, in vielen Teilen bleibt es bei 50–100 E/km². Und gleich gegenüber in demselben Klimaraum liegt das fast menschenleere Borneo[31]). Man darf ja wohl davon ausgehen, daß sich im Laufe der Kulturgeschichte dieses Raumes längst vollzogen hätte, was heute unter dem Projektnamen „Transmigration"[32]), von der Indonesischen Regierung geplant und

gelenkt, versucht wird, nämlich eine Entlastung der überbevölkerten und Inwertsetzung der leeren Räume, wenn es sich um gleichwertige bzw. gleich entwickelbare Naturräume handeln würde. Die Tatsache, daß es nicht geschah, kann man nur auf der Basis verstehen, daß die Vorbedingungen für eine Inwertsetzung als agrarwirtschaftliche Lebensräume so kraß gegensätzlich sind, wie man es sich für Gebiete der Außertropen nicht vorstellen kann. Die Ursache dafür ist die geologische Struktur mit den daraus resultierenden Konsequenzen für die Verwitterungsböden. Java, Bali, Lombok sind Inseln mit kalkigem und vulkanogenem Gesteinssockel, auf dem bis heute tätige Vulkane sitzen. Stark basisches Muttergestein und Restmineraldüngung durch basische vulkanische Auswurfmassen bedingen Verwitterungsböden mit gutem bis sehr gutem Basenstatus. Hoher Basenstatus bedeutet Reichtum an Nährstoffkationen, Bremsung der Hydrolyse, keine Kaolinisierung, günstige Austauschkapazitäten der Böden, höhere als in den sog. gemäßigten Breiten[33]). Solche Grundlage erlaubte früh den Übergang zu Dauerfeldsystemen, die im Zuge einer prosperierenden materiellen und geistigen Kulturentwicklung zu minutiös ausgefeilten Nutzungsformen ausgebaut wurden.

Ähnlich gelagert ist der Grund für die dicht bevölkerten Kleinstaaten Rwanda und Burundi oder die Lebensräume am Kamerunberg inmitten der schwach bevölkerten Busch-Feld-Wechsel-Lebensräume, die für das sonstige Regenwaldgebiet Tropisch-Afrikas charakteristisch sind[34]).

Eine zweite Möglichkeit natürlicher Rest-Mineral-Kopfdüngung bieten die Weißwasserströme tropischer Tiefländer. Mit den jahresperiodischen Überflutungen wird auf den Dammufern dieser Ströme Millimeter für Millimeter neue Mineralsubstanz aufgetragen, die aus den Abtragungsgebieten im Oberlauf der Ströme stammt. Die rasche chemische Verwitterung der Tropen sorgt für die Aufschließung der Reserven in den mineralischen Rohböden. Folge: entlang der Weißwasserströme ziehen die Gassen hoher Bevölkerungsdichte und Dauerfeldkulturen durch die „Grüne Hölle" des Regenwaldes.

Die dritte Möglichkeit basenreicher frischer Böden ergibt sich dort, wo auf hängigem Gelände im Bereich von Hügel- und Bergländern im Zuge der Bodennutzung verstärkte Bodenerosion stattfindet. In anderen Gebieten bedeutet Bodenerosion zweifellos fortlaufende Zerstörung der Produktionsgrundlage. Im Bereich des tropischen Regenwaldes führt die extrem starke chemische Verwitterung zu genügend rascher Aufarbeitung des Muttergesteins und zum Nachschaffen von Nährelementen.

Vulkanismus, Gebirgsländer als Abtragungsgebiete, Weißwasserströme mit ihren Alluvialebenen zeichnen vor allem die südostasiatischen Tropen aus. Die Superposition dieser Gunstfaktoren läßt verständlich erscheinen, daß in den südostasiatischen Tropen die Ausnahmeräume konzentriert sind und einen erheblich größeren Flächenanteil als im Mittel über die gesamten Tropen ausmachen. $^3/_4$ der Tropenbewohner leben im asiatischen Teil.

Nun kann man der Meinung sein, daß – wenn der Mensch bisher am Ökosystem Tropischer Regenwald gescheitert ist – man alles daran setzen müsse, letztlich sich doch auch dieses Stück der Erde untertan zu machen. Doch Gott sei Dank ist dem Menschen nicht nur das Feuer und die Fähigkeit gegeben, sich wie die Axt im Walde zu benehmen, sondern auch der Verstand, der sich u. a. in nüchternen wissenschaftlichen Erkenntnissen manifestiert. Worauf es ankommt ist, den Aufschub, der dem Menschen durch das bisherige Scheitern gewährt, geschenkt, aufgezwungen, verordnet oder per Zufall zugespielt wurde (wie immer man es nennen will), zu nutzen, um der Vernunft eine Gasse zu schlagen, damit nicht durch sinnlose Anwendung technologischer Brachialgewalt zerstört wird, was die Menschheit im Ökosystem unseres Blauen Planeten Erde für seine Zukunft dringend benötigt: den Tropischen Regenwald.

Anmerkungen und Literaturhinweise zum Vortragstext

1) Im Folgenden wird entsprechend der einschränkenden Sinngebung durch den Obertitel des Symposiums unter dem Begriff „tropischer Regenwald" der „immergrüne tropische Tieflandswald" verstanden.
2) RODIN, L. E. und N. J. BASILIVIČ 1968: World distribution of plant biomass. – In: Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level. – Proc. of the Copenhagen Symposium. UNESCO-Paris p. 45–50
KLINGE, H. 1972: Biomasa y matéria orgánica del suelo en el ecosistema de la pluviselva Centro-Amazónica. – IV Congr. Latino-Americano de la Sciencia del Suelo. – Maracay, Venezuela.
3) Erläuterung der genetischen Wolkenformen und ihre Abbildung in Satelliten-Aufnahmen z. B. in WEISCHET 1983: Einführung in die Allgemeine Klimatologie. – 3. Aufl. Stuttgart. 192 ff.
4) Begründende Ableitung der tropischen Zirkulation z. B. in WEISCHET (l. c.) S. 210 ff.
Die ausführliche Interpretation von Wolkenbild und daraus ableitbaren Strömungsverhältnissen in der Atmosphäre in WEISCHET: Klimatologische Interpretation von METEOSAT-Aufnahmen I–XII. – Geogr. Rundschau, 1979 (8) bis 1980 (8).
5) Siehe: SALATI, E., MARQUES, J., e L. C. MOLION 1978: Origem e distribuicão das chuvas na Amazõnia. – Interciencia **3:** 200–222
oder WEISCHET; Klimatologische Interpretation von METEOSAT-Aufnahmen. Teil VII. – Geogr. Rundschau 1980 (2): 80–84
6) FLOHN, H. 1961: Man's activity as a factor in climatic change. – In: Annales of the New York Acad. of Sciences **95;** 271–281
NEWELL, R. E. 1971: The Amazon Forest and Atmospheric General Circulation. – In: MATTHEWS, W., KELLOG, W. H.; ROBINSON, G. D. (Hrsg.): Man's Impact on the Climate. – Cambridge/Mass., London. p. 457–460
FARNWORTH, G. F. & F. B. GOLLEY (Hrsg.) 1974: Fragile Ecosystems. Evaluation of Research and Applications in the Neotropics. – Darin Kap. 6, V 2: Man's activities in the tropics that might affect climate. – Berlin, Heidelberg, New York 210 ff.
LETTAU, H. 1975: Anthropogene Beeinflussung von Klima- und Witterungsparametern. – In: Annalen der Meteorologie NF **9,** 9–13
POORE, D. 1976: The value of tropical moist forest ecosystems and the environmental consequences of their removal. – In: Unasylva **28,** No. 112–113, 127–143
HAMPICKE, W. 1979: Man's impact on the earth's vegetation cover and its effect on carbon cycle and climate. – In: BACH, W., PANKRATH, J., KELLOG, W. (Hrsg.): Man's Impact on Climate. – Amsterdam, Oxford, New York. 139–159
THOMPSON, K. 1980: Forests and climate change in America: Some early views. – In: Climatic Change, Vol. **3,** No. 1, 47–64
STEIN, N. 1981: Is the Large-Scale Destruction of Tropical Rain Forests necessarily crucial for the Global Carbon Cycle? – In: Beyond the Energy Crisis. Opportunity and Challenge. – Oxford, New York 715–725
7) KÖPP, H. 1979: Alarmierende Waldverluste in vielen Entwicklungsländern. FAO-Aussagen auf dem 8. Weltforstkongreß in Indonesien: „Wälder und Menschen". – In: Natur und Landschaft **54:** 155
American Academy of Sciences 1980: Conversion of tropical moist forests. Washington.
SOMMER, A. 1976: Attempt at an assessment of the world's tropical moist forest. – Unasylva **28:** 5–24
STEINLIN, Hj. 1981: Die Zukunft des Tropenwaldes. – Holz aktuell **3,** Reutlingen: 82–86
WEISCHET, W. 1981: Ackerland aus Tropenwald – eine verhängnisvolle Illusion. – Holz aktuell **3,** Reutlingen: 15–33
8) WEISCHET, W. 1980: Die ökologische Benachteiligung der Tropen. – 2. Aufl., Stuttgart.
9) Diesen Prozentsatz ergibt z. B. die Studie der Arbeitsgruppe des Science Advisery Committée des US-amerikanischen Präsidenten von 1967. REVELLE, R. et al. 1967: Water and Land. – In: The World Food Problem. Chapt. 7. Washington.
Auch in WEISCHET, W. 1981: Die Grüne Revolution. Erfolge, Möglichkeiten und Grenzen in ökologischer Sicht. – 2. erw. Auflage, Fragenkreise 23 519, Paderborn. Oder in dem unter 7 genannten Aufsatz in Holz aktuell **3/1981,** 15–33
10) GANSSEN, R. und HÄDRICH, F. 1965: Atlas zur Bodenkunde. B. I. – Hochschulatlanten 301 a–301 e. Mannheim.
AUBERT, G. 1965: Classification des sols. Tableaux des classes, sous classes, groupes et sous groupes de sols, utilisés par la Section de Pédologie de l'ORSTOM. – Cah. ORSTOM, Ser. Pédologie **3:** 269–288

D'HOORE, J. L. 1964: Soil Map of Africa, 1:5 Mill. – Com. de Coopération technique en Afrique du Sud du Sahara. Lagos.
SANCHEZ, P. A. 1976: Properties and Management of Soils in the Tropics. – New York, London
SCHMIDT-LORENZ, R. 1971: Böden der Tropen und Subtropen. – In: Handbuch der Landwirtschaft und Ernährung in den Entwicklungsländern. Bd. **2**, Stuttgart.
MOHR, E. C. J., F. A. VAN BAREN, J. VAN SCHUYLENBORGH 1972: Tropical Soils. – 3. ed. The Hague.
SOMBROEK, W. G. 1966: Amazon Soils. – Center of Agricultural Publications. Wageningen.
FAO/UNESCO 1974: Soil Map of the World. Vol. **1** (Legend), Paris.
BUNTING, B. T. 1969: The Geography of Soil. – London.

11) Entsprechende Analysentabellen enthält das unter 10) zitierte Buch von MOHR, E. C. J., VAN BAREN and VAN SCHUYLENBORGH.
12) Abschätzung in MILLOT, G. 1970: Geology of Clays. London.
13) SOMBROEK, W. G.: in dem unter 10) angegebenen Werk, S. 233
14) Ausführlich diskutiert wird die Frage von SANCHEZ in dem unter 10) aufgeführten Werk.
15) SANCHEZ in dem unter 10) zitierten Werk.
NYE, P. K. and D. J. GREENLAND geben in ihrem fundamentalen Werk "The soil under shifting cultivation". Commonwealth Bureau of Soils. Techn. Com. Nr. 51. Comm. Agr. Bureaux, Farnham Royal. Bucks 1960 Zersetzungsraten von 170% in einem Jahr an.
H. KLINGE führt in Tab. b der unter 2) genannten Publikation eine Zersetzungsrate von 117% für 145 Tage einer allerdings sehr regenreichen Periode an.
16) Die Fig. 6 und 7 sind nach den von NYE, P. H. and D. J. GREENLAND in dem unter 15) zitierten Werk angegebenen Analysendaten gezeichnet. Die Zahlen in Fig. 7 gelten für einen 40jährigen immergrünen tropischen Sekundärwald in Kade, Süd-Ghana, und sind Mengenangaben in kg pro ha und Jahr.
Zur „Direct Mineral Cycling Theorie" vgl. F. W. WENT and N. STARK 1968: Mycorrhiza. Bio. Science **18:** 1035–1039.
17) Die experimentellen Arbeiten, die in den 50er Jahren vor allem von schwedischen Botanikern (E. MELIN, H. NILSSON) durchgeführt wurden, sowie die Ergebnisse praktischer Feldarbeiten durch den Bodenkundler S. A. WILDE sind ausführlich referiert in: WEISCHET 1977 bzw. 1980: 116–120
18) H. KLINGE und E. J. FITTKAU 1972: Filterfunktion im Ökosystem des zentralamazonischen Regenwaldes. – Mitt. Dtsche. Bodenkdl. Ges. **16:** 130–135
GREENLAND D. J. and J. M. L. KOWAL 1960: Nutrient content of moist tropical forest of Ghana. – Plant and Soil **12:** 154–174
19) DE SCHLIPPE, P. 1956: Shifting cultivation in Africa. – London.
20) Eine konzentrierte Übersicht über die sozio-ökonomischen Gesichts- und Standpunkte findet man in HODDER, B. W. 1973: Economic Development in the Tropics. – London.
21) DE SCHLIPPE, P. in dem unter 18 zitierten Werk.
22) Vgl. die Ausführungen von KOHLHEPP in diesem Symposiumsband. Ferner: SIOLI, H. 1983: Amazonien: Zivilisatorischer „Wildwuchs" im vernetzten Urwaldsystem. – In: Im Gespräch **1;** 19–223 (vgl. auch 32).
23) SANCHEZ, P. A. in dem unter 10) zitierten Werk. S. 389–395
24) WEISCHET, W. 1981: Die Grüne Revolution. Erfolge, Möglichkeiten und Grenzen in ökologischer Sicht. – 2. Aufl., Paderborn.
25) REVELLE, R. 1976: The Resources Available for Agriculture. Scientific American **235:** 165–178
26) SIOLI, H. 1983: Amazonien: Zivilisatorischer „Wildwuchs" im vernetzten Urwaldsystem. – In: Im Gespräch **1:** 19–23
27) vgl. die Beiträge von KOHLHEPP und LUTZENBERGER.
28) GRAMMEL, R. 1981: Zaire – das Waldland Afrikas. Holz aktuell **3,** Reutlingen: 66–71
29) Referiert in der unter 7) angeführten Arbeit von SOMMER.
30) Grundsätzliche Gesichtspunkte dazu von SPEIDEL, G. in dem Artikel: Der Amazonaswald – eine Herausforderung an Wissenschaftler, Techniker und Politiker. Holz aktuell **3,** Reutlingen 1981: 34–39
31) Entsprechende kartographische Darstellungen enthält das Werk TREWARTHA, G. T. 1972: The less developed Realm: A Geography of its Population. – New York.
32) PIANKA, H.-G. 1970: Zur Problematik der Transmigration in Indonesien. – Ein Beitrag zur Bevölkerungspolitik. – In: Internat. Asienforum. H. 4: München.
ZIMMERMANN, Gerd, R. 1975: Transmigration in Indonesien. Eine Analyse der interinsularen Umsiedlungsaktionen zwischen 1905 und 1975. – In: Geogr. Zeitschrift **63:** 104–122

33) MOHR, VAN BAREN, VAN SCHUYLENBORGH stellen in dem unter 10) zitierten Werk Profilanalysen vor, die für „vertisolic soils of Java" Austausch-Werte von 69,7–85,7 mval/100 g Ton angeben (S. 316). Die Basensättigung dieser Böden dürfte wie bei entsprechenden Böden auf dem Dekkan-Plateau bis zu 100% betragen (S. 313).

34) Rwanda und Burundi hatten Mitte der 60er Jahre Bevölkerungsdichten von 115 bzw. 105 Einw. pro km^2 gegenüber 5 in Zambia, 11 in Kamerun oder 28 in Togo. Vgl. dazu die Karte von E. SCHMIDT und P. MATTINGLY 1966 in: Das Bevölkerungsbild Afrikas um das Jahr 1960. – Geogr. Rdsch. **18:** 447–457

Anschrift des Autors:
Prof. Dr. W. Weischet,
Institut für Physische Geographie, Albert-Ludwig-Universität
Werderring 4, D-7800 Freiburg

SPIXIANA	Supplement 10	77–83	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

Tropische Regenwaldgebiete heute

Von **José A. Lutzenberger**

In den vorangegangenen Referaten kam die Großartigkeit, das Einmalige, die kybernetische Komplexität, aber auch die Verwundbarkeit des tropischen Regenwaldes zum Ausdruck. Es war auch davon die Rede, daß Europa die heutige Verwüstung nicht nur duldet, sondern mitverschuldet. Dies ist in der Tat so. Der Zerstörungsprozeß, der heute überall in der Welt, und besonders in der sogenannten dritten Welt, systematisch und irreversibel die natürlichen Systeme abbaut, wurde ausgelöst durch eine Philosophie, die hier in Europa ihren Ursprung hat. Die Philosophie der modernen Industriegesellschaft.

Nicht nur der Regenwald wird vernichtet, auch all die anderen Biome und Ökosysteme sind heute gefährdet. Im brasilianischen Cerrado, das ist der Komplex der südamerikanischen Savannenökosysteme, ist die Zerstörung noch schlimmer und wird großflächiger vorangetrieben. Die großen Araukarienwälder, die zur Zeit meiner Jugend noch standen, sind heute verschwunden, bis auf winzige Muster, die jetzt auch noch abgebaut werden. Der atlantische Regenwald ist auch zum größten Teil verschwunden, was noch steht ist schwer bedroht. Ähnlich geht es den Mangrovenwäldern. Selbst die Prärien im Süden, die Pampa und der Planalto, werden jetzt durch die Methoden der modernen Landwirtschaft zerstört. Alle Feuchtbiotope sind bedroht. Es gibt sogar eine staatliche Behörde, deren Aufgabe es ist, Sümpfe trockenzulegen, Flüsse und Bäche zu begradigen, das heißt, Feuchtbiotope zu vernichten. Das großartige Pantanal in Mato Grosso, eines der letzten noch einigermaßen intakten Wildnisparadiese, ist ebenfalls schwer bedroht. Es existieren bereits große Projekte für Eindeichungen und Staudämme. Der Wasserhaushalt wird bereits durch die intensiven Abholzungen auf dem anliegenden Hochplateau, wo die Quellgebiete sind, beeinträchtigt. Industrielle Raubfischerei und illegale Jagd vernichten die Fauna. Nach offiziellen Daten der Regierung von Mato Grosso do Sul wurden 1982 und 1983 2,5 Millionen Kaimane von Wilderern für den Export nach Europa, USA und Japan erlegt. Die Viehfarmer töten jährlich durch Vergiften Millionen Capivaras (Wasserschweine).

Im Regenwald ist die Zerstörung derart, daß bei Beibehaltung dieser Rate der gesamte Amazonasregenwald voraussichtlich schon vor dem Jahr 2020 verschwunden sein wird. Fearnside (Deforestation in the Brazilian Amazon: how fast is it occurring? Philip M. Fearnside, Intersciencia, March-Apr. 1982 vol. 7, No. 2) hat für die verschiedenen Gebiete des Amazonasbeckens Fortschreibungen gemacht, denen er die heutigen Zerstörungsraten zu Grunde legt. Nach diesen Fortschreibungen wären die Staaten Pará, Maranhão, Goiás, Rondônia und Mato Grosso Nord sowie Mato Grosso Süd bereits 1990 total entwaldet. In Acre würden einige Wälder bis 2000 überleben. Amazonas und Roraima wären kurz nach dem Jahr 2000 kahl, nur Amapá würde bis zum Jahr 2200 überleben.

Von seiten der Mächtigen wird immer wieder behauptet, die Zerstörung all dieser natürlichen Systeme sei auf die Bevölkerungsexplosion zurückzuführen. Es ginge darum, Boden für die Ernährung der Menschenmassen urbar zu machen. Im brasilianischen tropischen Regenwald ist dies ganz bestimmt nicht der Fall. Das Gegenteil ist der Fall. Die Entwaldung führt meistens dazu, daß es mehr Hunger gibt, daß mehr Menschen entwurzelt werden und verarmen.

Auf den großen Viehzuchtfarmen z. B., wird weit weniger Nahrung produziert als der intakte Urwald seinen Einwohnern bieten kann in Form von Früchten, Jagd und Fischen. Der Caboclo (Mischling von Indianern und Weißen) pflegt daher zu sagen – wo der Ochse kommt, da müssen wir gehen, da kommt der Hunger. Auf den riesigen Viehfarmen, die bis zu Hunderten von Tausend Hektar groß sind

und die pro ca. 3000 Rinder nur einen Mann beschäftigen, liegt die Fleischproduktion in den ersten Jahren bei lächerlichen 30–50 kg/ha/Jahr, dann sackt sie rapide ab (und dabei gibt es keine Milchproduktion). Ein skandalös niedriger Ertrag, wenn man bedenkt, daß im Norden Europas auf den Hektar bis zu 600 kg/ha/Jahr produziert werden, hinzu kommen, auf denselben Hektar, 5000–7000 Liter Milchproduktion. Diese Großprojekte sind nur interessant, solange sie subventioniert werden und weil der niedrige Ertrag durch die immensen Flächen ausgeglichen wird. Anscheinend hat unsere Regierung inzwischen hier von ihren Fehlern gelernt. Im Regenwald werden keine Viehprojekte mehr subventioniert, wohl aber weiterhin in Cerrado und in den Übergangswäldern. Da der Cerradowald offiziell nicht als wertvoller Wald angesehen wird, darf dort total abgeholzt werden, während im Regenwald immerhin die Hälfte, laut Gesetz, stehen bleiben sollte. Selbst, wo das Gesetz respektiert wurde, hinderte das die Projektbesitzer nicht daran, die nichtabgeholzte Hälfte zu verkaufen. Der neue Besitzer konnte dann wieder 50% abholzen.

Weltbekannt für Großprojekte im Amazonas ist das Projeto Jarí des amerikanischen Milliardärs Daniel Ludwig. Dort wurden ca. 100000 ha Urwald gerodet für den Anbau eines schnellwachsenden Baums aus Asien, *Gmelina,* um Zellulose herzustellen. Ludwig hat dort eine der größten Zellstoffabriken der Welt aufgestellt, eine schwimmende Fabrik, die er von einem Schlepper gezogen aus Japan zum Amazonas brachte. *Gmelina* war ein Mißerfolg. Es wurde auf *Pinus* umgestellt, eine Kiefer aus der karibischen Region. Neben Monokulturen für Zellstoff wurden in den Flußauen riesige Reisplantagen angelegt. Auch für extensive Viehhaltung wurde gerodet. Außerdem wurde im Erzbau großtechnisch Kaolin gefördert.

Dieses Großprojekt ist ein gutes Beispiel für die ideologischen Gründe der Zerstörungen, die von der modernen Industriegesellschaft ausgehen. Man muß sich doch fragen, was treibt einen Mann wie Ludwig, Multimilliardär, über 80 Jahre alt, keine Erben, dazu, im Amazonasgebiet zu versuchen, sein Geld noch weiter zu vermehren, ohne Rücksicht auf die dort existierenden Ökosysteme und die darin lebenden Menschen. Eines der Grunddogmen der modernen Industriegesellschaft lautet: Geld muß immer wachsen. Sobald ein gewisses Kapital entstanden ist, muß es vermehrt werden. Es wird nach immer neuen Anlagemöglichkeiten gesucht.

Noch unberührte Flecken Erde und die darin lebenden Menschen, die sich dieser Dogmatik noch nicht verschrieben haben, gelten als rückständig. Sie müssen „entwickelt" werden. Wenn sie nicht mitmachen, müssen sie weichen.

Was sich heute im brasilianischen tropischen Regenwald abspielt, ist eine neue Form des Kolonialismus. Man mag es Endokolonialismus nennen, weil er sich hauptsächlich innerhalb der Grenze einer politischen Einheit abspielt, wenn auch ein großer Teil des Impulses von außerhalb kommt. Es geht darum, daß mächtige Gruppen oder Firmen, auch finanziell starke Individuen, manchmal sogar große Genossenschaften, die außerhalb der Region ihren Sitz haben, dorthin gehen, um ihr Kapital zu vermehren auf Kosten der Natur und der Einheimischen.

Die Einheimischen haben ein Interesse an der Erhaltung des Regenwaldes, der Caboclo, der Indianer sowieso, der Gummisammler. Sie alle leben mit dem Wald.

Der Gummisammler wäre der ideale Förster für den tropischen Regenwald. Jedes Gummisammlerdorf hat sein Territorium, jeder Seringueiro seine „estrada", das ist der Pfad entlang seiner Gummibäume. Der Seringueiro geht jeden Tag bis zu 30 km durch den Wald, um den Latex einzusammeln. Seine Arbeit ist heute einfacher und ergiebiger als früher. Er ist nicht mehr der Sklave, der er früher war. Mit seinem Transistorradio erfährt er die Gummipreise in São Paulo und Chicago. Er braucht sich nicht mehr ausbeuten zu lassen, wie früher. Das Sammeln und Verarbeiten des Gummis ist leichter geworden. Heute gibt er in das Näpfchen am Baum einen Tropfen Essigsäure. Der Latex gerinnt zu einem festen Klumpen, der abends im Dorf nur noch zu Ballen gepreßt wird. Es entfallen die Verluste durch Regen und das nächtliche Räuchern. Durch den Rauch, dem sie die ganze Nacht über ausgesetzt waren, wurden früher viele Gummisammler blind. Außer Gummi sammelt der Seringueiro auch Paránüsse, die ihm fast ebensoviel einbringen. Sein finanzielles Einkommen entspricht dem eines Metallarbeiters in São Paulo. Er lebt aber praktisch ohne Geld, von der Jagd – er rottet das Wild, hauptsächlich

Wildschweine, nicht aus – vom Fischen und etwas Anbau von Maniok, Süßkartoffel, Mais, Kürbis, einigen tropischen Fruchtbäumen. Außerdem bietet der Wald das ganze Jahr eine große Auswahl von Früchten, besonders Palmfrüchten.

Der Lebensstil dieser Menschen könnte leicht verbessert werden, wenn man ihnen beibrächte, statt Maniok, Permakultur mit einer größeren Anzahl tropischer Fruchtbäume, wie Brotfrucht, Jaca, verschiedenen Palmenarten, darunter Kokusnuß, zu machen. Auch könnte die Dichte der Gummibäume im Wald leicht erhöht werden. In Costa Marques am Rio São Migel hat ein Seringalista (Aufkäufer von Gummi) eine größere Waldfläche auf diese Weise mit Gummibäumen angereichert, mit großem Erfolg. Ein Gummisammler braucht so nur ca. 100 ha Wald, statt sonst bis zu 500 ha. Brasilien importiert heute ca. 70% seines Bedarfs an Naturgummi. Es könnte leicht wieder zum Exporteur werden.

Da das Leben in Harmonie mit dem Wald als rückständig gilt, werden solche Arbeiten nicht gefördert. Man versucht es stattdessen mit großen Gummibaummonokulturen. In Monokultur ist der Gummibaum aber anfällig für verschiedene Pilzkrankheiten und Insektenbefall. Es wird von Anfang an mit Giften gespritzt und mit Kunstdünger gedüngt, was im Wald völlig unnötig ist.

Wenn Siedler Mischkulturen machen, z. B. abwechselnde Reihen von Gummibäumen, Kaffee, Kakao, Zitrusfrüchte, wie ich in Rondônia in einigen Fällen beobachten konnte, bestehen die reduktionistisch organisierten Behörden sofort auf Beseitigung der Mischkultur. Die Kakao-, die Gummi-, die Kaffeebehörden bestehen jede auf Monokulturen. Die jeweils anderen Bäume müssen ausgerissen werden, sonst gibt es keinen Kredit. In den bewilligten Kreditsummen sind auch jeweils feste Anteile für die entsprechenden Gifte und Kunstdünger enthalten. Dabei gehen Mischkulturen erstaunlich gut, besonders wenn auf Herbizide verzichtet wird und statt dessen mit Leguminosenuntersaat gearbeitet wird. Der Schädlingsbefall ist dann minimal.

Nicht nur die Großprojekte, Viehfarmen, Baummonokulturen für Zellstoffabriken, Erzgewinnung, Holznutzung, Staudämme, Riesenplantagen, tragen zur Urwaldzerstörung und zur Entwurzelung der Einheimischen bei, auch die Siedlungsprojekte, wie sie von der brasilianischen Siedlungsbehörde durchgeführt werden, richten sinnlosen und nie wieder gutzumachenden Schaden an Natur und Menschen an. Die brasilianische Regierung hat Teile des Amazonasgebietes, z. B. den Staat Rondônia (ungefähr so groß wie die Bundesrepublik), dazu auserkoren, als Sicherheitsventil zu dienen, damit anderswo sozialer Gerechtigkeit aus dem Wege gegangen werden kann. „Wir machen die größte Agrarreform der Welt" heißt es auf Untertiteln zu Luftaufnahmen, die das Vorrücken der Urwaldzerstörung durch Kleinsiedler in Rondônia zeigen. Diese Bilder werden von der brasilianischen Siedlungsbehörde INCRA in Zeitungen und Zeitschriften veröffentlicht. Dabei geht es gerade darum, Agrarreform zu verhindern, besonders im Nordosten Brasiliens, wo Großgrundbesitzer immer dafür gesorgt haben, daß keine bodenständige Bauernkultur aufkommt. Heute ist man dabei, die wenigen, die in verlorenen Winkeln trotzdem entstanden sind, zu Gunsten von Großprojekten, besonders für das „Proalcool"-Programm, zu vernichten. Die entwurzelten Menschen wandern entweder in die Slums der Großstädte oder sie siedeln im Amazonas.

Auch aus den südlichen Staaten, Paraná, Santa Catarina und Rio Grande do Sul wandern Siedler nach Randônia. Hier handelt es sich um Kleinbauern, die durch die Methoden der modernen Landwirtschaft, besonders die Riesenmonokulturen von Soja, direkt oder indirekt vertrieben werden. Auch aus Mato Grosso do Sul, und Goiás, wohin erst vor zwei Jahrzehnten Siedler aus den Südstaaten zogen, wandern viele schon wieder aus. Zum Teil entstehen wieder Großbetriebe von mehreren Tausend Hektar, wo früher Kleinbauern mit 10 bis 30 ha lebten. Es handelt sich dabei um die Nachkommen der deutschen und italienischen sowie polnischen Einwanderer, die im vorigen Jahrhundert nach Südbrasilien auswanderten.

In Rondônia sieht man heute die vom Staat organisierten großen Siedlungsprojekte und auch wilde Siedler.

Die wilden Siedler siedeln, wie überall in Brasilien, wo noch Wildnis ist, im Bereich der neuen Erschließungsstraßen. Wenn das Land keinen legalen Besitzer hat, kann der Siedler hoffen, vom INCRA eine Besitzurkunde ausgestellt zu bekommen, sofern er auf dem von ihm beanspruchten Land „Ver-

besserungen" (bemfeitorias) vorweisen kann. Rodung gilt als Verbesserung. Ca. 30% des Landes muß gerodet sein. Daher haben die wilden Siedler ein Interesse daran, möglichst viel zu roden, weit mehr als sie bebauen können. Manche pflanzen überhaupt nichts. Sie leben von der Landspekulation. Sie gehen von Rodung zu Rodung und verkaufen ihre ,,Anrechte". Während der Dreharbeiten zu meinem Film mit ITV (Indepedent TV, London) über die Siedlungspolitik in Rondônia besuchten wir einen brasilianischen Agronomen. Er hatte 150 ha gerodet und Gras gesät, hatte aber kein Geld für Vieh. Er mußte deshalb jedes Jahr das Gras abbrennen, was er selber sehr bedauerte. Er gab freimütig zu, daß er lieber einen Teil der Rodungskosten dafür verwendet hätte, Vieh für eine kleinere Weidefläche zu kaufen. Er erhoffte sich aber vom INCRA eine Urkunde für 500 ha, die er später auch bekam. Wie er zu Vieh kommen soll, weiß er noch nicht. Dies ist nur ein kleines Beispiel der Sinnlosigkeit der Politik, die heute in Amazonien betrieben wird.

In den meisten Fällen gelingt es den wilden Siedlern aber nicht, zu Landbesitz zu kommen. Sehr bald kommt der ,,Jagunço", ein Pistolero im Auftrag der Großgrundbesitzer, die sich auf krummen Touren ganz ,,legale" Papiere für Riesenflächen besorgen. Der Siedler gilt dann als ,,posseiro", Eindringling (Squatter), und muß gehen oder als Tagelöhner für den Großgrundbesitzer arbeiten. Viele werden auch ermordet. Darüber gibt es keine Statistiken.

Die legalen, organisierten Siedlungen sind ein weiteres Beispiel für eine selbstmörderische Entwicklungspolitik. Die Erschließungsstraßen werden, wenn immer möglich, schnurgerade gelegt, ungeachtet der Topographie und der Wasserläufe. Den Begriff Ökosystem kennt INCRA sowieso nicht. Das Land wird nach einem Schachbrettsystem aufgeteilt, ebenfalls ungeachtet der Landschaft. Die Bauern bekommen schmale Streifen von 25, 50 oder 100 ha. Manche Streifen schneiden die Mäander desselben Baches zwei, drei- oder mehrfach, andere haben überhaupt keinen Zugang zu Wasser. Ebenso kann es passieren, daß der eine ein Hochplateau, eine Felswand und eine tiefe Ebene bekommt, der andere nur Flachland, oder nur Felsgeröll. Auch die vorgesehenen Waldreservate werden irgendwo in einer Ecke des Projektes als Drei- oder Vierecke ausgespart, wiederum ungeachtet der natürlichen Gegebenheiten. Für ihren Schutz wird nicht gesorgt. INCRA fühlt sich dafür nicht verantwortlich, IBDG, die Forstbehörde, behauptet, ihr fehlten die Mittel. Das Ergebnis: Die Reservate werden sehr schnell von wilden Siedlern gerodet.

Diese Siedlungen entwurzeln nun die Einheimischen. Die Wälder waren nicht leer von Menschen. Auf die Indianer wird keine Rücksicht genommen. Sie werden meistens schon von den wilden Siedlern ausgerottet, die mit den neuen Straßen kommen, oder sie erliegen den Seuchen, die ihnen der weiße Mann bringt und für die sie nicht immun sind. Die Überlebenden werden zu traurigen, durch den Kulturschock total demoralisierten Gestalten. So sagte mir auch einmal ein INCRA-Beamter, vollen Ernstes, die Indianer sind doch Untermenschen (infrahumanos). Den wenigen Indianerreservaten ergeht es nicht anders als den kleinen Waldreservaten in den Siedlungsprojekten.

Die Caboclos, Garinpeiros (Diamanten- und Goldsucher) und die Gummisammler werden von ihrem Land vertrieben, auch wenn sie nach brasilianischem Recht ein Anrecht auf das Land hätten, da sie oft schon Jahrzehnte am selben Ort siedeln. Der Seringueiro kennt aber keinen Begriff für Landbesitz, sondern, wie der Indianer, nur für Territorium. Er hat keine Urkunde. Das Land wird von der Zentralregierung ohne Rücksicht auf diese Menschen verteilt oder verkauft, meistens an Mächtige oder eben an das INCRA. Wenn er Glück hat, bekommt der Seringueiro 25 ha in einer INCRA-Siedlung. Damit kann er nichts anfangen. Meistens verkauft er. Bei über 200% Inflation im Jahr ist das Geld gleich weg. Er landet im Slum oder als Tagelöhner. Selbständige, menschenwürdige, mit dem Überleben des Waldes kompatible Existenzen, werden sinnlos vernichtet.

Sind nun die Siedlungen das Opfer wert? Es ist ja bekannt, daß unter dem tropischen Regenwald in Amazonien die nährstoffärmsten Böden der Welt liegen. Im Regenwald befinden sich die Nährstoffe fast ausschließlich in der lebenden Biomasse. Der Boden ist entweder reiner Quarzsand oder stark abgebauter Ton, ohne Ionenaustauschkapazität. Nur in den seltenen Fällen, wo der Wald auf jüngerem Gestein steht, ist der Boden nährstoffreich. Ich habe Rodungen gesehen, wo schon im ersten Jahr nichts mehr wuchs. Die tropischen Wolkenbrüche schwemmen die Asche weg. Zurück bleibt ein toter

Boden ohne Nährstoffe. Kunstdünger ist wegen der hohen Transportkosten unerschwinglich. Die heute von der Industrie geförderten wasserlöslichen Dünger würden sich auch im Boden nicht halten. Sie werden rasch ausgewaschen.

Man kann überall in Rondônia bereits wieder verlassenes Land sehen. Die Siedler müssen immer weiterziehen, immer neu roden. Bei der heutigen Rodungsrate wird Rondônia schon 1988 total entwaldet sein. Sehr bald sind die Siedler wieder entwurzelt.

Dabei könnte man im Süden, wo ein Teil dieser Siedler herkommt, auf den nährstoffreichen, tiefgründigen Tonböden, meistens Basaltlithosole, eine gesunde, nachhaltige Landwirtschaft betreiben. In meiner Heimat, in Rio Grande do Sul, in den ehemals reichen Tälern der Caí-, Sinos- und Taquarí-Flüsse sieht man heute fast nur verlassenes Land. Fast nur alte Leute sind noch da. Wo früher blühende Äcker zu sehen waren – die einzige einigermaßen gesunde Bauernkultur Brasiliens – sieht man jetzt hauptsächlich Eukalyptus und Akazienmonokulturen für die Industrie, für Brennholz und Tanin.

Die Agrarpolitik der EWG hat dazu beigetragen, daß unsere Regierung in den letzten drei Jahrzehnten nur die Sojamonokultur förderte, zu Lasten der Kleinbauern. Außerdem wurden die letzten noch intakten Wälder, besonders im Uruguaytal, fast restlos vernichtet. Der Sojawahn ging so weit, daß die letzten Obstgärten umgelegt, sogar Friedhöfe umgepflügt wurden. Die großen Sojamonokulturen, bis zu Tausenden von ha groß, oft in Händen von Spekulanten, ohne Spur von Bauernkultur, führen zu rücksichtslosem Raubbau am Boden. Unsere Flüsse sind rotbraun, die Fauna wurde durch die sinnlose Giftspritzerei dezimiert.

So wird im Norden und im Süden Brasiliens die Zukunft zerstört. Auch hier in Europa hat die EWG-Agrarpolitik zur Vernichtung gesunder Bauernkultur geführt.

Die in Rondônia wie Pilze aus dem Boden wachsenden Städte entstehen alle an den Verkehrsknotenpunkten oder an Tankstellen. Die gesamte Wirtschaft basiert auf dem Transport mit Lkw's. Die einzige Eisenbahn, Madeira-Mamoré, wurde stillgelegt. Der Transport auf dem Wasserweg ist schon fast erlahmt. Im Handel sieht man praktisch keine in der Region produzierten Güter. Alle Konsumwaren, sogar der Salat, die Tomate, das Hähnchen auf dem Tisch im Restaurant, kommen aus dem industriellen Süden. – In Jí Paraná, der am schnellsten wachsenden Stadt Rondônias, steht ein Kraftwerk. Es verbrennt 6000 Liter Heizöl je Stunde. Dieses Heizöl wird per Lkw über 2500 km schlechte Straßen dorthin gebracht, nachdem es 20000 km auf dem Meer um Südafrika bis Santos gereist ist. In unmittelbarer Nähe des Kraftwerks liegen überall in der Landschaft die halbverkohlten, verrottenden Stämme der Rodungen, Tausende von Tonnen. In den Küchen wird mit Butangas gekocht. Auch dieses wird in kleinen Flaschen per Lkw aus dem Süden angebracht. Nicht weit vom Stromkraftwerk steht ein enormes Sägewerk. Dieses brennt in seinen Feuerungen Holzreste. Die Feuerungskapazität würde ausreichen, die Stadt mit Strom zu versorgen. Das Sägewerk bot sich dazu auch an. Die Zentrale Elektrizitätsbehörde, Eletronorte, lehnte es ab. Wenn eine Region sämtliche Konsumgüter importiert, dann muß sie exportieren, um die Importe zu zahlen. Deshalb kann man keine gesunde, vielseitige, nachhaltige, in die Ökosysteme integrierte Landwirtschaft fördern. Es werden nur Cashcrop-Monokulturen für den Export in den industriellen Süden oder nach Übersee gefördert, klassischer Kolonialismus.

Am anderen Ende des Amazonasbeckens, südlich Belém, steht jetzt der Tucuruí-Damm. Mitten im Urwald, wo es gar keinen Strombedarf gibt, sollen 8 Gigawatt erzeugt werden. Zwei Indianerstämme wurden vertrieben, was ihr sicheres Ende bedeutet. Tausende von Caboclos und Seringueiros mußten gehen. Wozu der Strom? Zum Teil soll er dem Carajá-Projekt dienen. Dort werden ganze Gebirge abgebaut für den Erzexport nach Übersee. Außerdem soll mit dem Strom Aluminium aus Bauxit gewonnen werden, ebenfalls für den Export. Nutznießer dieser Projekte sind nicht die Einheimischen, sondern Konzerne und Mächtige, die in Südbrasilien oder in Europa, Japan und USA ihren Sitz haben.

Wenn der Staudamm volläuft, wird er 200000 ha Urwald überfluten. Da man den Wald nicht im Wasser lassen wollte, was Probleme für die Wasserqualität und für die Turbinen bedeutet hätte, hat man eine große Firma mit der Rodung und Holznutzung beauftragt. Die Edelhölzer sollten exportiert werden und Devisen bringen. Dafür wurden große Auslandskredite von mehreren hundert Millionen Dollar aufgenommen. Der Wald steht aber noch. Die Firma, eine Pensionskasse der Militärs, hat sogar

Tausende von Arbeitern ohne Lohn und ohne Nahrungsmittel sich selbst überlassen, so daß es zu Aufständen kam. Das Geld ist verschwunden. Niemand wurde bestraft, außer ein Journalist, der darüber berichtete. Nun will man den Wald mit Agent Orange, dem Entlaubungsmittel (Totalpflanzenvernichtungsmittel) aus Vietnam besprühen, um ihn dann vor dem Vollaufen abbrennen zu können. Trotz Proteste der gesamten brasilianischen Ökobewegung und Rücktrittsandrohung unseres Bundesumweltsekretärs, Nogueira Netto, scheint dies nun unvermeidlich. Der Präsident des INPA (Instituto Nacional de Perquisa da Amazônia, die Bundesforschungsstation für das Amazonasgebiet), Henrique Bergamin, befürwortet diese Aktion...*

Inzwischen setzt sich der Gouverneur des Staates Amazonas, Nestrim, obwohl von der Opposition, dafür ein, daß entgegen den bestehenden Gesetzen der Export von Fellen freigegeben wird und daß Holz in Form von rohen Stämmen exportiert werden darf.

Der traditionelle Holzfäller im Amazonas ist mit dem Überleben des Waldes vereinbar. Er beschränkt sich auf die Überschwemmungsgebiete (Várzeas). Dort fällt er zur Tiefwasserzeit vereinzelt die Stämme. Zur Hochwasserzeit werden sie dann aus dem Wald hinausgeschwemmt, zu Flößen gebunden und zu, meist kleinen, Sägewerken gebracht. Am oberen Solimões habe ich Holzfäller besucht, die nach dreißig Jahren bereits wieder da fällten, wo sie als junge Männer begonnen hatten. In 20–30 Jahren wachsen auf der Várzea wieder Baumriesen heran. Die Überschwemmungsgebiete haben die einzigen wirklich fruchtbaren Böden im Amazonasbecken, da sie jedes Jahr durch die Überschwemmung Gesteinsmehl aus den Anden zugeführt bekommen.

Die großtechnische Holznutzung – Mestrin will bereits mit China für Hunderte von Millionen Dollar Lieferkontrakte zeichnen – setzt völlig andere Techniken voraus, die nicht mit dem Überleben des Waldes vereinbar sind. Das oben erwähnte Sägewerk in Jí Paraná, z. B., fällt seine Stämme im Hochland (terra firme), wo die Böden keine rapide Regeneration des Waldes erlauben. Es wird mit superschweren Maschinen gearbeitet. Obwohl nur die Edelhölzer genutzt werden, ist der Effekt derselbe, wie beim Kahlschlag. Die gesetzlich vorgeschriebene Wiederaufforstung muß nicht am selben Ort stattfinden. Es darf auch ganz wo anders, z. B. im Cerrado, eine entsprechend große Eukalyptusmonokultur angelegt werden.

Diese Arbeit wird von Spezialfirmen besorgt, die dafür meistens andere, noch intakte Ökosysteme vernichten. Diese „Wiederaufforstung" wird von Staat subventioniert. Sie kostet somit den Sägewerken nichts. Es sind dieselben Firmen, die während der letzten dreißig Jahre im Süden die Araukarienwälder abgebaut haben. Nun sollen auch noch die multinationalen Holzfirmen kommen, die den Regenwald im Fernen Osten und in Afrika schon fast total vernichtet haben.

Für die „Verantwortlichen" in unserer Regierung ist der Regenwald im Amazonas nur eine Ressource, die man zu Devisen machen kann und muß. Von einem hörte ich mal den Ausdruck – der Amazonas ist eine immense grüne Verschmutzung (poluição verde). Andere sagen, es sei eine enorme grüne Wüste, wieder andere rechnen genau vor, wieviel Devisen das Holz bringen kann. Diese Einstellung entspricht genau der Grundphilosophie der modernen Industriegesellschaft, die in der Natur, ob es sich um Lebewesen oder totes Gestein handelt, nur verwertbares Material für wirtschaftliches Wachstum sieht. Diese Philosophie hat von Europa aus die Welt erobert. Als ich vor wenigen Tagen die große Kölner Mülldeponie besuchte, wurde mir erst richtig bewußt, wie sehr diese Industriegesellschaft eine Vernichtungsgesellschaft ist.

Ein wichtiger Aspekt muß noch erwähnt werden: Das Klima. Bevor die Hälfte des Waldes zerstört ist, könnte der Rest zusammenbrechen. Wie SALATI (Universität Piracicaba) gezeigt hat, macht der Re-

---

* Jan. 1984 – Inzwischen haben wir einen schlimmen Umweltskandal in Tucuruí. Die Strombehörde, Eletronorte, hat bereits unter den stehenden Hochspannungsleitungen eine dem Agent Orange entsprechende Mischung, Tordon 155 BR (2,4,5-T mit Picloram) gesprüht. Dies geschah vor einem Jahr. Ein Farmer verlor ca. 100 Rinder. Auf 40 von insgesamt 800 km wurden schon über 80 Tote gezählt und viele Fehlgeburten, die mit der Spritzung in Verbindung gebracht werden können. Die Untersuchung läuft jetzt erst an. Vielleicht verhindert dies wenigstens das Besprühen der 200 000 ha im Staubecken.

genwald sein eigenes Klima. Ca. 50% des Regenwassers wird über die Verdunstung an die Atmosphäre zurückgegeben. Der Regen, der auf die Osthänge der Anden fällt, besteht aus Wasser, das auf dem Wege vom Atlantik fünf- bis siebenmal gefallen und wieder verdunstet ist. Sollte der Staat Pará, an der Amazonasmündung, total entwaldet werden, könnte dieser wiederholte Kreislauf unterbrochen werden. Im Gegensatz zu den Savannenwäldern mit ihren tiefen Wurzeln haben die Bäume im Regenwald sehr flache Wurzeln, da sie ja die mit den toten Blättern herunterrieselnden Nährstoffe sofort auffangen müssen. Der Regenwald könnte ein trockeneres Klima nicht überleben. In der Umgebung der größeren Städte, Belém und Manaus, wo viel abgeholzt wurde, treten starke warme Aufwinde anstelle der Evapotranspiration, regnet es bereits weniger. Dort kann man bereits ein anderes Phänomen beobachten, das für Regenwaldgebiete eigentlich untypisch ist – Buschfeuer. Sie dringen auch schon in angrenzende Wälder ein. Der erste Brand zerstört nur Unterholz. Mit jedem neuen Feuer wird der Schaden schlimmer. Bei der brasilianischen Pyromanie wäre ein trockener Amazonaswald in wenigen Jahren vom Feuer verwüstet. Sollte aber die 5 000 000 km^2 Wasserverdunstungsmaschine oder ein großer Teil davon durch trockene Gestrüpplandschaft mit heißen Aufwinden ersetzt werden, dann hat das bestimmt Auswirkungen auf das Weltklima. Der Amazonasregenwald erstreckt sich über beide Halbkugeln.

Auch nur geringe Klimaverschiebungen oder Unregelmäßigkeiten werden sich hier in Europa, in den gemäßigten und in den subtropischen Regionen, viel unangenehmer bemerkbar machen, wie am Äquator selbst. Während der Eiszeiten waren die Temperaturen am Äquator nicht anders, der tropische Streifen war aber schmäler, Subtropen und gemäßigte Klimazonen rückten dem Äquator näher. In den Zwischeneiszeiten rückten sie davon ab. Geringe Verschiebungen machen also hier weit mehr aus, wie dort. Unsichere Ernten bedeuten aber für eine Menschheit von jetzt 4,8 Milliarden unvorstellbare Katastrophen.

Was sich im Amazonasgebiet heute abspielt muß die Europäer, Amerikaner, Japaner genauso interessieren, wie uns in Brasilien. Unser aller Schicksal hängt davon ab. In der dritten Welt wird sich aber nichts ändern, wenn sich in den Industrieländern nichts ändert. Hier muß eine neue Philosophie die wirtschaftlichen und politischen Entscheidungen bestimmen. Von hier muß die geistige Revolution ausgehen die zur Umkehr führt.

Anschrift des Autors:
José A. Lutzenberger
Jacintho Gumes 39,
90.000 Porto Alegre, R. S., Brasilien

SPIXIANA	Supplement 10	85–96	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

Problematik und Folgen von Ackerbau und Viehzucht im tropischen Regenwald

Von **R. Binsack**

Abstract

Crop and Livestock Farming

Overall, there are about 1.2 billion hectares of tropical rain forests in the world. This very dense evergreen type of vegetation with its richness in species is determined far more by the prevailing climate (high rainfall and high temperatures year round) than by the existing soils. On about $^4/_5$th of the area, the soils are strongly weathered and leached, the remainder consisting of alluvial or sandy and shallow soils; the proportion of dark, alkaline soils only amounts to about 2%.

When the virgin forest is cleared and burned, the mineralized nutrients often only suffice for 2 to 3 successive crops; a further part of the forest consequently has to be cleared. Although this shifting cultivation is very labour intensive, it is harmless from an ecological point of view provided the interim periods of rest permit the regrowth of the forest. However, the possibilities of permanent crop farming are greatly limited due to the unfavourable chemical characteristics of most of the soils (soil acidity, nutrient deficiency, low nutrient and water storage capacity, high iron and aluminium contents harmful to the crops). The high rainfall (generally 1 500–3 000 mm p. a.), great rain intensity and alternation of intensive solar radiation and cloudiness are unfavourable for crop farming in general and for grain production in particular. Although these drawbacks can be mitigated through certain measures (e. g. direct drilling, a rotation of foliate crops, continuous soil coverage (mulching), rock phosphate fertilizing, use of *mycorrhiza* fungi and rhizobium bacteria), they cannot be entirely eliminated.

Grassland does provide a permanent soil cover and protect the soil against the direct effects of sun, rain and wind, but this type of land use is problematic because of the low nutritional value of the forage produced and the high energy requirements of the cattle for maintaining their body weight and temperature. As a result the meat and milk production per animal or per ha is generally far lower than in the temperate latitudes. In addition, there are certain diseases (e. g. bovine trypanosomiasis) and parasites which considerably restrict cattle farming in the humid tropics. To a certain degree, the keeping of zebu cattle or water buffalo offers a solution, especially since these animals can also be used to perform work. However, zebu meat is hardly accepted in the industrialized countries, so that exports to these countries are very limited.

In contrast, agroforestry, i. e. the combination of agriculture and forestry, offers a multitude of possibilities. Already the thinning out of the virgin forest and interplanting with cocoa, for instance, permits an agroforestry type of land use without any ecological disadvantages. The combination of tree or shrub crops (e. g. cocoa, coffee, guaraná, pepper, papaya, banana, hevea, oil palm, Brazil nut) with timber producing shade trees deserves an equally favourable rating. Crop farming is possible in only a few cases, e. g. in strips in between the above permanent crops or in the first years after clearing, and on smaller areas which are tended intensively (especially with respect to the supply of humus).

1. Überblick

Zunächst einige Zahlen:

Die Tropen umfassen weltweit knapp 5 Mrd. ha, die sich vom Klima her ganz grob so unterteilen lassen: etwa ein Viertel sind aride Regionen (0–4,5 Monate mit mehr als 100 mm Niederschlag pro Monat), etwa die Hälfte erhält Regen nur in bestimmten Jahreszeiten (4,5–9,5 Monate), und das letzte

Viertel sind die eigentlichen humiden Tropen mit 9,5–12 Monaten, in denen es mehr als 100 mm regnet. Regional verteilen sich diese etwa 1,2 Mrd. ha wie folgt: 646 Mio. ha oder 54% entfallen auf Amerika, 348 Mio. ha oder 20% auf Asien und 197 Mio. ha oder 17% auf Afrika (1).

2. Die Böden des tropischen Regenwaldes

Im Bereich des tropischen Regenwaldes weist das Klima ganzjährig hohe Niederschläge und Temperaturen auf. Die sehr dichte, artenreiche, immergrüne Vegetation schützt den Boden gegen Regen, Sonne und Wind; zugleich nutzt sie die wesentlichen Elemente für das Pflanzenwachstum (wie Wasser, Wärme, Licht, Sauerstoff, Kohlenstoff, Nährstoffe) durch raschen Umschlag sehr gut aus. Es ist ein praktisch geschlossenes System, das jedoch nur bei großflächiger Verbreitung funktioniert. Der Boden spielt hierbei praktisch keine Rolle. Anscheinend gibt es sogar eine negative Beziehung: Je ärmer der Boden, desto reicher an Arten ist die Pflanzenwelt darüber (7).

Trotzdem müssen wir uns mit dem Boden beschäftigen, da er für andere Nutzungsarten, wie für Akkerbau und Grünlandwirtschaft entscheidend wichtig ist.

Von der genannten Fläche (1,2 Mrd. ha), die weltweit im Bereich des tropischen Regenwaldes liegt, sind etwa 920 Mio. ha oder 78% stark verwitterte und ausgewaschene Böden, 146 Mio. ha oder 13% sind alluviale Böden, etwa 80 Mio. ha oder 7% sind trockene Sande und flachgründige Böden, und nur 24 Mio. ha oder 2% sind dunkle, basenreiche Böden (1).

Für das Amazonasgebiet in Lateinamerika liegen besonders genaue Angaben vor. Danach teilen sich 160 Mio. ha des immergrünen tropischen Tiefland-Regenwaldes, die näher untersucht wurden, wie folgt auf die verschiedenen Boden-Ordnungen auf (2):

Tabelle 1: Verbreitung einiger großer Bodengruppen im tropischen Regenwald des Amazonasgebiets (Mio. ha)

	schlecht entwässert	gut entwässert: 0-8	8-30	>30% Gefälle
Oxisols	-	34,7	18,0	7,0
Ultisols	11,3	34,0	3,0	0,1
Entisols	24,0	2,7	2,0	3,8
Alfisols	-	0,2	-	-
Inceptisols	4,2	3,2	0,9	0,2
Spodosols, Mollisols, Vertisols	9,0	1,9	1,2	0,1

Die Oxisols sind in der Regel tiefgründige, sesquioxidreiche, gut entwässerte Böden von guter Struktur. Der Tongehalt ist manchmal sehr hoch, die Kationenaustauschkapazität liegt trotzdem sehr niedrig. Der Gehalt an Basen und Nährstoffen einschließlich Phosphor ist sehr gering. Phosphor wird jedoch nicht so stark festgelegt wie in den Oxisols der brasilianischen Savanne (Cerrado).

In der Ordnung der Ultisols finden sich gut und schlecht entwässerte Böden, als Folge starker Silikatverwitterung und eines mit der Tiefe zunehmenden Tongehalts; in diesem Falle ist auch der Al-Gehalt sehr hoch. Beide Böden sind sauer und wenig fruchtbar, um nicht zu sagen unfruchtbar.

Die Ordnung der Entisols und Inceptisols enthält nicht oder schwach entwickelte Böden, hier meist alluviale Böden, die vornehmlich entlang der sedimentführenden Weißwasserflüsse entstanden sind. Der Gehalt an Ton, seine Austauschkapazität, die Basensättigung, der Gehalt an Nährstoffen usw. hängt natürlich im wesentlichen vom Einzugsgebiet des jeweiligen Flusses ab. Manche dieser Böden sind tiefgründig, nährstoffreich und weisen eine fast alkalische Reaktion auf.

Die Spodosols sind besser bekannt als Podsole. Sie kommen in größeren Ausdehnungen vor allem entlang dem Rio Negro vor, einem Schwarzwasserfluß, wie der Name besagt. Diese Böden sind äußerst unfruchtbar und sehr anfällig gegen Erosion; sie sollten daher am besten unter ihrer natürlichen Vegetation verbleiben.

Tab. 2: Analysenwerte einiger typischer Böden im tropischen Regenwald des Amazonasgebiets (2) und einiger mitteleuropäischer Böden (10)

Tiefe cm	Ton %	Sand %	pH-Wert (Wasser)	org. Substanz %	AK mval/100g	Sättigung in % der AK Al	Ca	Mg	K	Na	Mn
Oxisol (Manaus, Brasilien)											
0- 8	76	15	4.6	3.2	3.3	33	52	9	6	-	-
8- 22	80	12	4.4	1.5	1.4	79	14		7	-	-
22- 50	84	8	4.3	1.2	1.5	80	13		7	-	-
50-125	88	7	4.6	0.5	1.2	81	16		3	-	-
Ultisol (Yurimaguas, Peru)											
0- 7	15	67	4.0	2.6	2.6	31	61	4	4	-	-
7- 48	23	57	3.5	0.9	5.0	64	32	2	2	-	-
48- 67	25	57	3.5	0.9	5.4	82	15	2	1	-	-
67-157	29	57	3.5	0.7	6.1	87	10	2	1	-	-
Entisol (Amapá, Brasilien; Flußaue des Rio Cupixi)											
0- 20	41	30	4.8	2.0	2.7	33	26	33	8	-	-
20- 70	38	38	4.9	0.9	2.3	39	26	31	4	-	-
70-130	66	31	5.1	0.9	2.6	8	38	53	1	-	-
Mollisol (Iquitos, Peru; Flußaue des Rio Amazonas)											
0- 10	24	13	6.0	2.6	14.3	-	77	22	1	-	-
10- 50	20	19	6.1	1.4	15.5	-	67	23	10	-	-
50-120	10	36	6.3	0.7	9.3	-	73	25	2	-	-
primärer Pseudogley (Waldwiese)											
0- 3	23	4	4.4	8.3	7.9	23	64	6	4	3	n.b.
3- 20	21	7	4.7	2.5	6.1	21	65	10	2	2	n.b.
20- 30	26	10	4.8	0.9	5.1	22	60	12	2	4	n.b.
30- 50	35	6	4.3	0.6	8.8	52	34	9	2	3	n.b.
50- 80	40	10	4.3	0.5	10.9	61	27	7	2	3	n.b.
Pseudogley (Forstnutzung)											
0- 10	18	22	7.5	5.0	18.9	10*	64	24	-	2	n.b.
10- 30	20	23	7.3	2.1	7.8	22*	52	22	-	4	n.b.
30- 80	44	18	7.6	0.3	12.8	0	32	61	3	4	n.b.
80-110	66	5	7.9	0.6	14.3	0	38	57	2	3	n.b.
Pseudogley (Weidenutzung)											
0- 20	23	24	6.2	5.3	10.7	2	87	7	2	1	1
20- 36	26	24	5.9	0.9	7.1	9	69	16	2	1	3
36- 60	32	22	5.6	0.3	9.8	21	40	35	2	1	1
60- 90	30	22	5.7	0.2	-	-	-	-	-	-	-
Parabraunerde (Ackernutzung)											
0- 28	18	14	6.1	2.1	18.4	29**	55	7	7	1	1
28- 58	23	10	6.9	1.1	18.2	15**	69	12	2	1	1
58- 76	30	8	7.2	1.0	19.2	6**	80	10	2	1	1
76- 90	34	6	7.7	1.0	22.1	-	86	11	1	1	1

* = H ** = Al + H

Im Amazonasgebiet gibt es auch einige tiefgründige, gut entwässerte Böden mit hoher natürlicher Fruchtbarkeit. Sie werden teilweise für Kakaopflanzungen genutzt, mit gutem Erfolg. Für den Anbau kurzlebiger Nahrungskulturen eignen sie sich besser als jeder andere Boden.

Die Ergebnisse einiger Bodenanalysen, dargestellt in Tabelle 2, mögen das Gesagte verdeutlichen.

Die wesentlichen Merkmale der überwiegend vorkommenden armen Böden sind somit Bodensäure, P-Mangel, sehr niedrige Austauschkapazität, sehr geringe Basensättigung, Aluminium-Toxizität (bei vielen Kulturen etwa ab 60%, bei Leguminosen etwa ab 20% Al-Sättigung). Weiterhin besteht ein Mangel an den Nährelementen N, K, S, Mg, B, Cu, Zn und anderen. Der Mangel an diesen Elementen ist nicht nur bei kurzlebigen Nahrungskulturen, sondern auch bei Dauerkulturen und sogar im nativen Urwald sichtbar. Die wenigen Untersuchungen reichen für eine flächenmäßige Darstellung jedoch nicht aus.

Aus diesen und ähnlichen Untersuchungen ergeben sich einige wesentliche Fakten, wie: die Austauschkapazität der vorherrschenden Oxisole und Ultisole (und damit deren Fähigkeit zur Nährstoff-

bindung) ist äußerst gering, der Anteil der Aluminium-Ionen sehr hoch und nimmt mit der Tiefe noch zu; die Fruchtbarkeit der Auenböden ist sehr unterschiedlich, viele eignen sich jedoch durchaus für intensiven Ackerbau. Auch europäische Böden unter Wald weisen ungünstige chemische Verhältnisse auf, zeigen aber im Vergleich zu tropischen Waldböden meist einen höheren pH-Wert, höhere Austauschkapazität und eine niedrigere Al-Sättigung. In natürlichen Systemen besteht eine starke Beziehung zwischen den Komponenten Klima, Boden und Vegetation.

3. Einige Angaben zu Rodungsverfahren

Soll das Gelände, auf dem tropischer Regenwald steht, als Ackerland oder Grünland genutzt werden, muß zunächst die vorhandene Vegetation beseitigt werden. Dafür gibt es verschiedene Verfahren, wie Schlagen und Brennen, Roden und Wegschieben, Abscheren und Brennen, mit der Kette abräumen und brennen, und andere.

Verschiedene Untersuchungen in Afrika und Lateinamerika haben gezeigt, daß das traditionelle Verfahren (Schlagen und Brennen) nicht nur billiger, sondern auch weniger schädlich ist als die mechanischen Verfahren. Die Beziehungen zwischen Rodung, Bodenbearbeitung und Erosion wurden u. a. am IITA in Afrika untersucht, mit folgendem Ergebnis (3):

Tabelle 3: Einfluß der Rodungsverfahren auf Wasserabfluß und Bodenerosion.

Säuberungsverfahren	Wasserabfluß (mm)	Bodenverlust (t/ha/Jahr)
Traditionell	2.6	0.01
Handrodung - ohne Bearbeitung	15.5	0.4
Handordung - konv. Bearbeitung	54.3	4.6
Scherblatt - ohne Bearbeitung	85.7	3.8
Baumschieber - ohne Bearbeitung	153.1	15.4
Baumschieber - konv.Bearbeitung	250.3	19.6

Beim traditionellen Verfahren bleibt der Oberboden mitsamt der sehr wichtigen organischen Substanz an Ort und Stelle, die Bodensäure und Aluminium-Sättigung nehmen ab, Basensättigung und Nährstoffgehalt nehmen zu. Im Mittel von 32 Proben aus einem Versuch in Peru (4) entsprach die Asche aus einem 17 Jahre alten Sekundärwald einer NPK-Düngung von 67-6-38 kg/ha und einer Kalkung mit 0,25 t/ha Dolomitkalk; zugleich wurden dem Boden etwa 4 t/ha Trockenmasse und beachtliche Mengen an den Spurenelementen Mangan, Eisen, Kupfer und Zink zugeführt. Diese durchaus positiven Wirkungen blieben aus, wenn die natürliche Vegetation mit dem Bulldozer gerodet und beiseitegeschoben wurde. Im Verein mit einer erheblichen Bodenverdichtung sind die Erträge der nachfolgenden Kulturen (Reis, Cassava, Mais, Sojabohnen und Guinea Grass) zu verstehen: Sie erreichten auf den maschinell gerodeten Flächen ohne Düngung nur etwa $^1/_3$, mit Düngung etwa $^1/_2$ der Erträge der konventionell (durch Schlagen und Brennen) gesäuberten Flächen.

Aber auch diese Ergebnisse gelten nicht allgemein. Die Unterschiede zwischen verschiedenen Regionen in Topographie, vorhandener Vegetation, Infrastruktur, Verfügbarkeit von Handarbeit und Maschinen, Preisen und Kosten sind derart groß, daß vor jeder Rodung die gegebene Lage sehr genau aufgenommen und das jeweils optimale Säuberungsverfahren (land clearing method) sorgfältig festgelegt werden muß.

4. Ackerbau im tropischen Regenwald

Ackerbau ist der Anbau landwirtschaftlicher Kulturen (wie Reis, Mais, Weizen, Erdnuß, Buschbohnen, Sojabohnen; Kartoffeln, Rüben, Cassava), deren Wachstumszeit in der Regel zwischen 4 und

10 Monaten liegt, hintereinander auf demselben Stück Land. Dieser sog. permanente Ackerbau ist im gemäßigten Klima möglich und üblich, sofern gewisse Regeln beachtet werden, wie: Erhaltung einer günstigen Bodenstruktur (vor allem Vermeiden von Verdichtungen), Wechsel der Kulturarten (zumal einige mit sich selbst nicht verträglich sind), Zufuhr fehlender Makro- und Mikronährstoffe, Bekämpfung bzw. Vermeidung von Unkrautwuchs sowie von Schäden durch Krankheiten und Insekten. Es gibt einige Gegenden in Deutschland, die nachweislich seit etwa 2000 Jahren ständig als Ackerland genutzt werden, und die Erträge sind heute höher als je zuvor. Die zumindest früher übliche Einheit von Ackerbau und Viehwirtschaft in demselben Betrieb hat den permanenten Ackerbau wesentlich erleichtert (geschlossenes System).

Was geschieht jedoch, wenn man eine derartige Nutzung unter den Boden- und Klimabedingungen des tropischen Regenwaldes einführt? Zunächst ist der Boden zwangsläufig zeitweise, d. h. zwischen der Ernte der einen und der Aussaat der nächsten Kultur ungeschützt der Einwirkung von Regen, Sonne und Wind ausgesetzt. Selbst wenn die Ackerkulturen auf dem Feld stehen, ist der Boden wesentlich weniger geschützt als unter Wald. Die häufigen und starken Niederschläge durchwaschen den Boden und führen lösliche Bestandteile (wie Kieselsäure und Nährstoffe, aber auch Ton und Humus) weg; sie werden gelegentlich im Unterboden abgelagert. Die für die Struktur besonders wichtigen Verbindungen von Ton, organischer Substanz und Eisenoxiden werden gelöst, die Struktur zerfällt in kiesähnliche Einzelaggregate. Der Boden erodiert selbst bei geringer Geländeneigung, zumal die Regenintensität und die Größe der Regentropfen höher sind als im gemäßigten Klima. Die starke Sonneneinstrahlung heizt die Bodenoberfläche auf (in 2,5 cm Tiefe werden oft Temperaturen von 50° C gemessen, gegenüber etwa 26° C unter Wald); das bekommt weder den Pflanzenwurzeln noch den Bodenlebewesen einschließlich den Mikroorganismen. Da die ton- und humusarmen Böden wenig Wasser speichern können, leiden die Kulturen unter Wassermangel selbst bei kurzen Trockenperioden, die auch in den humiden Tropen recht häufig auftreten. Die meisten Ackerkulturen vertragen weder Bodensäure noch höhere Aluminium-Werte und verlangen hohe Mengen an Makro- und Mikrostoffen. Ein Ausgleich durch Kalkung und Düngung ist aber nur in einem eng begrenzten Rahmen möglich, weil die meisten typischen Böden, wie bereits ausgeführt, eine geringe Speicherfähigkeit für Kationen (also Ca, Mg, K) haben und wichtige Anionen (vor allem P) festlegen (8). Die meist starke Bewölkung ist günstig für die Bildung von Pflanzenmasse (auch in Form von Unkräutern!), aber weniger günstig für die Entwicklung von Körnern; in einer ähnlichen Richtung wirken die hohen Nachttemperaturen, die die unproduktive Veratmung von tagsüber gebildeten Stoffen fördern. Werden größere Flächen gerodet, bilden sich Konvektionsströmungen aus, also starke Winde, die örtlich sehr starke Regenfälle verursachen, aber auch Austrocknung, Bodenabtrag und Verwehungen zur Folge haben.

Alle diese Faktoren bewirken ein rasches Absinken der Erträge der Ackerkulturen, nachdem die positiven Effekte des Brennens und des Ascheauftrags verpufft sind. Oft lohnt sich nur ein drei- oder viermaliger Anbau, d. h. der Boden wird nur 2 oder 3 Jahre lang genutzt. In weiten Teilen des tropischen Regenwaldes, vor allem in Afrika, schlägt und brennt der Anbauer nun ein neues Stück Wald und überläßt das alte dem natürlichen Aufwuchs. In der Regel sind 8–15 Ruhejahre bis zur nächsten Nutzung nötig.

Dieses Verfahren der Bodennutzung (Brandrodungs-Wanderfeld-Hackbau, im englischen shifting cultivation bzw. bush fallow system) wird nach Schätzungen der FAO (9) auf etwa 3,6 Mrd. ha in Afrika, Südamerika, Ozeanien und Südostasien angewendet. Es sichert im wesentlichen die Ernährung von 250 Mio. Menschen oder etwa 8% der Weltbevölkerung. Es gibt sehr viele Varianten dieses Verfahrens. Als ein Beispiel mag eine Untersuchung dienen, die 1971 unter 347 derartigen Familien auf den Philippinen durchgeführt wurde (9). Danach hatte jede Familie im Durchschnitt 6,2 Personen = 2,6 Arbeitskräfte. Die durchschnittliche Betriebsgröße betrug 4,18 ha, wovon 0,7 ha jährlich gerodet wurde. Eine Fläche von 1,32 ha wurde ständig mit kurzlebigen Ackerkulturen (vornehmlich Wurzelfrüchte wie Süßkartoffeln, aber auch Reis und Gemüse) sowie mit längerlebigen und Dauerkulturen (wie Bananen, Kaffee und Avocado) bebaut. Hinzu kommen Flächen für gelegentliche Beweidung. Jede Familie hielt im Durchschnitt 2,5 Rinder, 0,6 Wasserbüffel, 2,0 Schweine, 0,8 Ziegen und 8,1

Hühner. Die Erträge betrugen 5,6 t/ha Süßkartoffeln, 3,2 t/ha Kartoffeln, 1,1 t Reis beim ersten und 970 kg/ha beim zweiten Anbau in demselben Jahr.

Vom ökologischen Standpunkt her ist der Brandrodungshackbau recht ungefährlich, da immer nur kleine Flächen ackerbaulich genutzt werden und die Wurzeln der vorherigen Vegetation im Boden bleiben und diesen gegen Erosion schützen. Auch ist die Nutzungsdauer meist zu gering, als daß sich irreversible Schäden am Boden einstellen könnten. Die wesentlichen Nachteile dieses Verfahrens liegen in dem sehr hohen Arbeitsaufwand bei sehr geringer Arbeitsproduktivität; nach Untersuchungen in Afrika (3) müssen 40–60% der verfügbaren Mann/Tage für die Rodung und 20–30% des gesamten Arbeitsaufwandes für die Unkrautbekämpfung aufgewendet werden. Ein weiterer Nachteil ist die Tatsache, daß nur geringe Mengen an Nahrungsmitteln für den Markt erzeugt werden.

Gefährlich in verschiedener Hinsicht wird die Sache jedoch dann, wenn durch die Zunahme der Bevölkerung oder der Ansprüche die Ruhezeiten verkürzt und die Anbauzeiten verlängert werden. Steigende Aufwendungen (vor allem an Arbeitszeit), sinkende Erträge und Bodenerosion sind normalerweise die Folgen – ein Teufelskreis, der sich oft zu einem Endpunkt schließt, nämlich Verlust des Bodens und Abwanderung der Menschen. Die Möglichkeiten zur Weiterentwicklung des Brandrodungs-Feldbaus sollen im letzten Teil dieses Vortrags behandelt werden, da sie mit Ackerbau nur noch wenig zu tun haben.

In diesen Teil gehören jedoch gründliche Versuche mit permanentem Ackerbau, die seit 1971 im peruanischen Teil des Amazonasgebiets durchgeführt werden, und zwar gemeinsam von der North Carolina State University (NCSU/USA) und dem Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIA/Peru).

Die Station Yurimaguas liegt auf etwa 5° südlicher Breite 184 m über NN; der Jahresniederschlag beträgt etwa 2 100 mm, Topographie eben, Boden Ultisol mit pH 4,0, hohe Al-Konzentration, Mangel an P, K und verschiedenen Mikronährstoffen. Als optimale Fruchtfolgen erwiesen sich Reis – Mais – Soja und Reis – Erdnuß – Soja, d. h. 3 Kulturen pro Jahr. Bei einem Aufwand von 3 t Kalk pro ha (alle drei Jahre), 25 kg Phosphor und 80–100 kg/ha Kali (zu jeder Kultur) sowie 80–100 kg/ha Stickstoff (zu Reis und Mais) unter Ausgleich des Mangels an Magnesium, Kupfer, Zink, Bor und Molybdän wurde im Durchschnitt von 8 Jahren ein Kornertrag von 7,8 t pro ha und Jahr erzielt. Wesentliche Parameter der Bodenfruchtbarkeit verbesserten sich im Laufe der Zeit (5).

Diese Ergebnisse scheinen zu beweisen, daß selbst im tropischen Regenwald auf nährstoffarmen und sauren Böden ein permanenter Ackerbau möglich und wirtschaftlich ist. Trotzdem ist fraglich, ob diese Erfahrungen ohne weiteres auf die praktische Landwirtschaft und auf andere Regionen übertragen werden können. Denn offenbar müssen einige wesentliche Voraussetzungen erfüllt sein, wie: ein gut funktionierender Versuchs- und Beratungsdienst, aufgeschlossene Bauern, ständige Versorgung mit Produktionsmitteln zu annehmbaren Preisen, und andere. Darüber hinaus ist völlig offen, welche Wirkungen dieses System auf Klima, Vegetation und Boden hat, wenn es großräumig angewendet werden sollte.

5. Einige Folgen des Ackerbaus im tropischen Regenwald

Es besteht durchaus die Gefahr, daß großräumiger Ackerbau im Gebiet des tropischen Regenwalds das Klima in ähnlicher Weise verändert, wie das heute in Südbrasilien (Subtropen) bereits zu beobachten ist. Die brasilianischen Bundesstaaten Mato Grosso do Sul, São Paulo (vor allem der Süden), Paraná (Norden und Westen) sowie Paraguay (westlich des Rio Paraná) wiesen vor 50 Jahren noch weite, zusammenhängende Gebiete dichten Urwalds auf. Dann wurden größere Flächen gerodet und Kaffeeplantagen angelegt, zunächst im Süden des Staates São Paulo, etwa ab 1930 auch im Norden des Staates Paraná, und zwar auf sehr tiefgrundigen, nährstoffreichen terra roxa-Böden. Nahrungskulturen, vor allem Reis, Mais, Bohnen wurden vor allem zwischen den Reihen der Kaffeesträucher angepflanzt. Das Klima scheint sich etwa 40 Jahre lang nicht wesentlich geändert zu haben; milde Fröste traten etwa

einmal in 7 Jahren auf. Etwa ab 1960 wurde mit zunehmender Intensität jedoch der Urwald auch in jenen Regionen gerodet, die von Boden oder Klima her für den Kaffeeanbau nicht geeignet waren, vor allem im Westen von Paraná, in Mato Grosso do Sul und in Paraguay. Hier wurde intensiver, hochmechanisierter Ackerbau eingeführt, vor allem der Anbau von Sojabohnen und Mais im Sommer und Weizen im Winter. In den letzten 10 Jahren etwa hat sich das Klima meßbar und spürbar verändert: Statt der früher gleichmäßig über das ganze Jahr verteilten Niederschläge (mit einem Maximum in den Sommermonaten) treten nun stark ausgeprägte Regen- und Trockenzeiten auf, deren Beginn, Dauer und Intensität sich nicht vorhersehen lassen; der Temperaturbereich wird größer, und zwar sowohl die Jahres- wie die Tagesamplitude, d. h. es ist im Sommer und tagsüber heißer, im Winter und nachts meist kälter als früher. Fröste treten häufiger und stärker auf; in Nordparaná in manchen Wintern 3 Fröste von minus 3–5°C. Das verträgt kein Kaffee; der Kaffeebau geht daher denselben Weg über Minas Gerais nach Espirito Santo zurück. In Nordparaná gibt es heute praktisch keinen Kaffeebau mehr; an seiner Stelle wird intensiver Ackerbau betrieben, der eine gewaltige Bodenerosion zur Folge hat und die genannten Klimaveränderungen noch intensiviert. Diese Klimaveränderungen machen den Ackerbau heute bereits zu einem Lotteriespiel, und zwar auf Böden, die zu den besten der Welt zählen. Ohne jeden Zweifel wäre der Ackerbau auf den nährstoffarmen und sorptionsschwachen Böden des Amazonasgebiets oder Afrikas noch weit stärker von derartigen Änderungen des Klimas betroffen.

Ein weiterer Hinweis findet sich in den USA. In Florida wurden vor Jahrzehnten arme Böden nach Rodung des Urwalds in Ackerkultur genommen. Offenbar ist jedoch der erhebliche Aufwand an Produktionsmitteln für Düngung, Pflanzenschutz usw. nicht wirtschaftlich, denn auf diesen Böden werden jetzt zunehmend Dauerkulturen angelegt. Diese Nutzungsart entspricht Boden und Klima offenbar besser als der permanente Ackerbau.

6. Grünlandwirtschaft und Tierhaltung im tropischen Regenwald

Das Futter für Großtiere, also Rinder und Büffel, wird normalerweise auf Dauergrünland erzeugt. Diese Art der Bodennutzung eignet sich auf den ersten Blick sehr gut für den tropischen Regenwald, da

- Grünland eine Dauerkultur ist, die den Boden ständig bedeckt und schützt,
- die hohen Temperaturen und Niederschläge eine im Jahresablauf gleichmäßig hohe Futterproduktion ermöglichen,
- eine Futterkonservierung für kalte oder trockene Jahreszeiten praktisch nicht nötig ist,
- die Produkte Milch und Fleisch im wesentlichen aus Kohlenstoff, Wasserstoff und Stickstoff bestehen und nur geringe Mengen an bodenbürtigen Elementen enthalten.

Auf den zweiten Blick werden jedoch die Nachteile deutlich, vor allem die folgenden (12):

- Das schnelle Wachstum der Futterpflanzen und die in der Regel nährstoffarmen Böden ergeben eine geringe Futterqualität und geringen Nährwert. Der Energiegehalt des Grünfutters reicht in der Regel nur für die Erhaltung des Tieres und eine geringe Produktion an Milch oder Fleisch aus.
- Für höhere Leistungen ist die Zugabe von Kraftfutter nötig, das meist aus Ackerkulturen stammt und daher im tropischen Regenwald nicht oder nur zu unwirtschaftlich hohen Preisen zu haben ist.
- Die anhaltend hohen Umwelttemperaturen und die Luftfeuchtigkeit liegen weit über der für das Rind optimalen Komfortzone (Temperatur 13–18°C, Luftfeuchte 60–70%), was bei europäischen Milchkühen eine um mindestens 30% geringere Leistung zur Folge hat.
- Einige im tropischen Regenwald endemische Krankheiten, in Afrika vor allem die tierische Schlafkrankheit (Trypanosomiasis), aber auch Parasiten, Würmer und Fruchtbarkeitsstörungen verbieten oder verteuern die Rinderhaltung.

Hinzu kommen einige generelle Probleme, wie die Besitzverhältnisse, der Ausbildungsstand, religiöse oder emotionelle Barrieren. Auch ist nicht abzusehen, in welcher Richtung sich das Klima verän-

dert, sollte im Bereich des tropischen Regenwaldes die Grünlandwirtschaft großflächig eingeführt werden.

Hinzu kommen einige Eigenarten der Grünlandwirtschaft, die in den feuchten Tropen besonders deutlich hervortreten, nämlich

- die Anlage von Grünlandflächen,
- die Bewirtschaftung (Management) der Flächen,
- die vor- und nachgelagerten Bereiche.

Hierzu kurz einige Einzelheiten:

Zur Anlage: Normalerweise wird nach der mehrmaligen Ackernutzung etwas Gras-, und – wenn es hochkommt – auch Samen von Leguminosen eingesät. Ohne Düngung und Kalkung wächst etwas Futter, das nur für sehr geringe Produktionen an Fleisch und Milch ausreicht. Auch die Fezes und der Harn der Tiere sind keine Volldüngung; sie enthalten im wesentlichen Stickstoff und Kalium. Phosphor wird schnell der Faktor, der den Ertrag bestimmt. Nach einigen Jahren (oft nur 3 oder 4 Jahre) ist der Futterertrag derart gering, daß man die Fläche sich selbst überläßt oder – im besten Falle – Dauerkulturen anpflanzt. Natürlich gibt es eine ganze Reihe von Möglichkeiten, den Ertrag zu steigern und die Degradierung zu verlangsamen. Dazu gehört einmal die Wahl der Futterpflanzen (in der Regel eine Kombination von Gräsern der Gattungen *Andropogon, Brachiaria, Eragrostis, Hyparrhenia, Panicum, Paspalum, Pennisetum* mit Leguminosen wie *Centrosema, Desmodium, Leucanea, Phaseolus, Pueraria, Stylosanthes* und andere). In Europa übliche Futterpflanzen, wie Weidelgras und Weißklee, haben hier überhaupt keine Chance, da weder das Klima noch der Boden (auch nicht die Düngung) deren Ansprüche erfüllen kann. Kalkung hat in der Regel wenig Sinn, wegen der geringen Sorptionsfähigkeit des Bodens und der starken Auswaschung als Folge hoher Niederschläge. Besser ist schon die Anwendung von Rohphosphat, das in der Regel Ca, Mg und P enthält und bei hohem Si-Gehalt auch die P-Fixierung verringert und die Sorptionsfähigkeit etwas steigert.

Eine weitere Chance ist die Aussaat solcher Futterpflanzen, die an die gegebenen Bedingungen besonders gut angepaßt sind. Hier leistet das CIAT in Kolumbien, eines der etwa 12 Internationalen Zentren der Agrarforschung, eine vorbildliche Arbeit. Hier werden in den verschiedenen Regionen Lateinamerikas Pflanzen gesammelt und daraufhin getestet, ob sie als Futterpflanzen geeignet sind.

Zur Bewirtschaftung: Das richtige Management von Grünlandflächen ist weit schwieriger als der Ackerbau. Denn Boden, Vegetation, Klima und Tier und die Maßnahmen des Menschen wie Düngung, Kalkung, Reinigungsschnitt usw. bilden ein komplexes System; die Veränderung eines Faktors hat direkte Auswirkungen auf alle anderen. Im tropischen Regenwald scheint dieses System besonders labil zu sein. Der optimale Bereich z. B. für die Besatzdichte lag nach Untersuchungen des CIAT in Pucallpa/Peru bei traditioneller Bewirtschaftung und dem Gras *Hyparrhenia rufa* bei 1,8 GVE/ha, was einer Fleischproduktion von 227 g pro Tier und Tag bzw. 149 kg pro ha und Jahr entsprach (13). Bei einer verbesserten Wirtschaftsweise auf der Grundlage derselben Graminee und *Stylosanthes guianensis* sowie einer Düngung von 100 kg pro ha und Jahr mit Superphosphat lag die optimale Besatzdichte bei 2,6 GVE pro ha, wodurch 495 g Fleischzuwachs pro Tier und Tag oder 469 kg pro ha und Jahr erreicht wurden. Diese optimale Besatzdichte verändert sich aber im Laufe des Jahres; das Futter wächst nicht jede Woche genau gleichviel zu, es gibt auch im tropischen Regenwald Regen- und Trokkenzeiten, die Tiere werden größer und brauchen mehr Futter, oder einige werden verkauft und brauchen gar kein Futter mehr, und dergleichen. Es ist also sehr schwierig, die optimale Besatzdichte einzuhalten; hinzu kommt, daß im tropischen Regenwald sowohl Über- wie Unterbeweidung sich viel schneller und viel stärker auswirken als in den gemäßigten Klimaten: bei einem Unterbesatz kommen Unkräuter, aber auch Büsche und Bäume sehr schnell wieder hoch und verdrängen die Futterpflanzen; bei einem Überbesatz werden die Futterpflanzen bis auf die Wurzeln abgefressen, viele gehen ein, immer größere Stellen werden kahl, eine noch stärkere Durchwaschung und Bodenerosion sind die Folgen.

Zu den vor- und nachgelagerten Bereichen: Sie spielen m. E. in der tierischen Produktion eine noch größere Rolle als im Ackerbau. Ich meine folgende Problemkreise: Auswahl und Kreuzung geeigneter Rinderrassen, also Tierzucht; natürliche oder künstliche Befruchtung; laufende Erhaltung der Tiergesundheit; Lagerung und Verarbeitung der Produkte; Organisation der Vermarktung, Preisbildung und Käuferkreis. Sie werden schnell erkennen, daß all diese Probleme in den humiden Tropen, noch dazu bei dünner Besiedlung und mangelhafter Infrastruktur, weit schwieriger zu lösen sind als in den gemäßigten Klimaten.

Einige dieser Probleme können gemildert werden, wenn man statt der Rinder (Gattung *Bos bovinus)* Wasserbüffel hält. Diese stellen wesentlich geringere Ansprüche an die Futterqualität, können offenbar auch überständiges Gras mit hohem Gehalt an Rohfaser verdauen und liefern nicht nur Milch und Fleisch, sondern auch Arbeit. Ihre bessere Anpassung an die gegebenen Bedingungen zeigte sich z. B. im folgenden Vergleich (13):

Tabelle 4: Wesentliche Produktivitätsindices für Wasserbüffel und Rinder im Amazonasgebiet.

		Wasserbüffel	Rinder
Abkalberate (%)		60-70	40-50
Sterblichkeit (%)	im ersten Jahr	5-6	10-11
	im ersten u.zweiten Jahr	3-4	6-7
	ausgewachsene Tiere	1-2	2-3
Ausmerzrate		6	9
Schlachtalter (Jahre)		2-3	3,5-5
Schlachtgewicht (kg)		300-400	300-350
Milchproduktion (kg/Laktationsperiode)		1.000-1.400	800-1.200

Die Ausweitung der Büffelhaltung scheint somit die bessere Alternative zu sein.

Wegen der geschilderten grundsätzlichen Probleme der Großtierhaltung wird verständlich, daß von den 4–6 Mio. ha Grünland im Amazonasgebiet etwa 1 Mio. ha degradiert ist; andere Quellen nennen einen Anteil von 50%.

Es gibt jedoch einige Möglichkeiten, die Rinderhaltung mit der Nutzung von Dauerkulturen zu kombinieren. So gibt es z. B. in der Welt etwa 4,2 Mio. ha Kokospalmen, davon in Asien allein etwa 3,6 Mio ha. Nach Untersuchungen des Instituts für Tierproduktion der TU Berlin (11) ist es durchaus möglich, unter Kokospalmen nicht nur Nahrungskulturen anzubauen (wie Obst, Knollenfrüchte, Mais, Soja und Gemüse), sondern auch Rinder zu halten. Dabei können Vorteile anfallen, wie: Erschließung bisher nicht genutzter Ressourcen, Erzeugung von Nahrungsmitteln tierischer Herkunft, zusätzliches Einkommen, Schaffung von Arbeitsplätzen, Verwertung der Kokosrückstände, Erschließung marktferner Gebiete u. a. Natürlich gibt es auch Nachteile, wie: Wettbewerb um die Bodennährstoffe, Bodenverdichtung durch Beweidung, Gefahr der Bodenerosion bei Überstockung, Beschädigung von Neupflanzungen durch das Vieh, hohe Anforderungen an Management und Fachwissen.

Auf jeden Fall ist die Kombination zweier oder mehrerer Dauerkulturen eine gerade im tropischen Regenwald verfolgenswerte Art der Bodennutzung.

7. Die landwirtschaftliche Nutzung der Flußauen

Eingangs wurde erwähnt, daß im Bereich des tropischen Regenwalds etwa 146 Mio. ha = 13% der Fläche alluviale Böden sind. Diese finden sich vornehmlich im Bereich der großen Flüsse, wie Orinoco, Amazonas, Niger und Kongo sowie in deren Mündungsdelta.

Etwa die Hälfte dieser Fläche entfällt auf Amerika, je ein Viertel auf Afrika und Asien. Die Qualität dieser Böden ist sehr unterschiedlich, da sie vom Einzugsgebiet des jeweiligen Flusses bestimmt wird. Flüsse, die aus geologisch jüngeren Gebirgen wie den Anden oder dem Himalaya kommen, bilden daher in der Regel fruchtbarere Flußauen als solche aus alten, ausgewaschenen und erodierten Regionen,

wie in Zentralafrika. Einige dieser Flußauen sind sogar äußerst unfruchtbar, z. B. im Bereich des Mekong in Thailand und Vietnam. Hier, aber auch in Gambia, gibt es saure, sulfatreiche Böden, die bei Entwässerung und damit Belüftung Schwefelsäure bilden, die den pH auf Werte von 2 oder 3 absenkt. Sie scheiden damit für eine landwirtschaftliche Nutzung aus.

Die Nutzung der alluvialen Böden wird mehr vom Bevölkerungsdruck des jeweiligen Landes als von deren Qualität bestimmt. So finden wir in Flußauen Indonesiens Bevölkerungsdichten bis zu 1 000 Menschen pro qkm und einen sehr intensiven Ackerbau, am Mittellauf des Amazonas dagegen nur wenige Menschen pro qkm Flußaue und eine recht extensive Nutzung als Acker- und Weideland. In der Regel ist es jedoch möglich, die Intensität der Nutzung zu steigern und mehr Nahrungsmittel oder andere Produkte vom ha zu erzeugen, als derzeit üblich. Hier sind auch sehr arbeitsintensive Verfahren des Ackerbaus und der Tierhaltung möglich und wirtschaftlich, wenn hohe Niederschläge und Temperaturen mit nährstoffreichen Böden zusammentreffen.

Dabei ist ein besonderer Vorteil, daß diese Flächen über die Flüsse als natürliche „Wasserstraßen" leicht zu erreichen sind, so daß der Bau von Erdstraßen mit all seinen Aufwendungen und Nachteilen in der Regel nicht nötig ist. Auch ökologische Schäden sind kaum zu befürchten, da diese Regionen meist nicht bewaldet sind und selbst Fehler in der Bearbeitung oder Nutzung von der nächsten Überschwemmung gnädig überdeckt werden. Vorsicht ist jedoch dort geboten, wo Galeriewälder einen permanenten Ackerbau verhindern. Hier kommen allenfalls agroforstliche Nutzungssysteme in Frage.

Ein grundsätzliches Problem für die Nutzung dieser Flußauen ist ihre Abhängigkeit vom Einzugsbereich der jeweiligen Flüsse. Rodungen, Bau von Talsperren, Änderung der Bodennutzung usw. wirken sich direkt in den tieferliegenden Flußauen aus, und zwar in der Regel negativ. Das Ausbleiben der Sedimentfracht, das höhere Auflaufen des Hochwassers oder Überschwemmungen zur Unzeit sind nur einige Nachteile, die der Bauer in den Flußauen in Kauf nehmen muß, ohne sie beeinflussen zu können.

8. Dauerkulturen und kombinierte Nutzungssysteme

An die Bedingungen des tropischen Regenwalds besser angepaßt erscheinen jene Anbausysteme, die seit einigen Jahren aufgrund sorgfältiger Erhebungen des tatsächlichen Pflanzenbaus einer bestimmten Region entwickelt werden. Das Ziel dieser Systeme besteht darin, den Boden und seine Ertragskraft zu erhalten (indem er ständig durch eine Pflanzendecke geschützt wird), die Erzeugung von Nahrungsmitteln, Exportprodukten und Feuerholz so weit als möglich mit biologischen Verfahren zu steigern und nicht nur die Familie des Bauern zu versorgen, sondern auch den Markt zu beliefern. Dabei geht man bewußt von der Monokultur oder dem Anbau verschiedener Kulturen hintereinander ab und versucht, mehrere Kulturen gleichzeitig anzubauen. Derartige Verfahren werden nicht ohne Grund gerade im Bereich des tropischen Regenwalds von vielen einheimischen Bauern angewendet. Untersuchungen des IITA in Nigeria (6) haben eine erstaunliche Vielfalt der benutzten Kulturen (ca. 40 Arten) ergeben, so jeweils mehrere Getreidearten einschließlich Mais und Hirse, Körnerleguminosen, Wurzel- und Knollenfrüchte, Gemüse, Obst, Faserpflanzen, Kaffee, Kakao, Kokos und andere Palmarten. Ähnliche Ergebnisse brachte die Untersuchung einer Japanerkolonie im östlichen Amazonasgebiet in Brasilien zutage, die im Rahmen eines GTZ-Projekts durchgeführt wurde. Nach der Rodung des Urwalds oder Sekundärwalds werden normalerweise kurzlebige Kulturen (wie Reis, Bohnen, Soja, Melone) gemeinsam mit solchen einer mittleren Vegetationszeit angebaut, wie Pfeffer, Passionsfrucht, Papaya und Banane; sie stehen etwa 5 Jahre auf dem Feld. Eine Zeitlang werden diese miteinander kombiniert. Dann werden Kulturen mit langer Wachstumszeit hinzugenommen, wie Obstbäume, Kakao, Kaffee, Guaraná, Hevea (Gummibaum) und Nutzholz liefernde Baumarten. Sie stehen in der Regel mehr als 10 Jahre auf dem Feld (14).

Durch Versuche und Untersuchungen, die an internationalen Instituten der Agrarforschung (wie dem IITA) in nationalen Forschungsorganisationen verschiedener Entwicklungsländer und auch in einigen GTZ-Projekten (in Mexiko, Costa Rica, Brasilien, Ruanda, Indonesien) laufen, bemüht man

sich um eine Weiterentwicklung dieser aus der Praxis entstandenen Anbauverfahren. Sie werden durch Fachausdrücke wie Mischkultur, Allee-Anbau, Stockwerksanbau gekennzeichnet. Wesentliche Komponenten sind die Verwendung von lebendem und totem Mulch zur Bodenbedeckung, der Einsatz von Unkräutern zur Erzeugung von Pflanzenmasse, der Anbau von Leguminosen zur Stickstoffgewinnung, die Förderung des Bodenpilzes *Mycorrhiza* zum Aufschluß von Bodenphosphor, die Düngung mit Rohphosphat zur Verbesserung des Bodens, des Bodenlebens und des Pflanzenwachstums, die Kompostierung organischer Abfälle, die Erzeugung von Biogas und viele andere mehr. Die Kombination mehrerer forstwirtschaftlicher Dauerkulturen mit der Tierhaltung und auch mit etwas Ackerbau ist hier am Platze. Eine wesentliche Aufgabe ist die Entwicklung von Geräten und einfachen Maschinen, die die Arbeitsleistung und Arbeitsproduktivität des kleinen und mittleren Bauern steigern und ihm erlauben, mehr zu erzeugen, als seine Familie braucht. Soziooekonomische Untersuchungen sind unentbehrlich für die Einführung neuer Anbautechniken und Anbausysteme in der landwirtschaftlichen Praxis. Denn was nützt alle Forschungs- und Entwicklungsarbeit, wenn die Bauern einer Region – aus welchen Gründen auch immer – nicht bereit oder nicht in der Lage sind, Neuerungen zu übernehmen.

Grundsätzlich ist die Arbeit an Anbauverfahren schwierig, da es sich immer um ein komplexes System ganz verschiedener Faktoren handelt, die sich gegenseitig beeinflussen und verändern. Die Zusammenarbeit nicht nur zwischen verschiedenen Disziplinen, sondern auch zwischen nationalen und internationalen Instituten der Agrarforschung ist ein absolutes Gebot. Die Forschung in dieser Region muß der Artenvielfalt des tropischen Regenwaldes entsprechen.

Literatur

(1) Sanchez, P. A. 1981: Suelos del tropico, IICA, San José, Costa Rica

(2) Cochrane, T. T. and P. A. Sanchez 1982: Land, resources, soil and their management in the Amazon region: A state of knowledge report. – pp. 137–209 in: S. B. Hecht (ed.): Amazonia: Agriculture and land use research CIAT.-Cali, Kolumbien

(3) Hartmans, E. H. and C. H. H. ter Kuile 1983: IITA's views on current and future trends in tillage in the humid and subhumid tropics, Fifth session of the FAO Panel of Experts on Agricultural Mechanization – Rome, April, 1983

(4) Seubert, C. E., P. A. Sanchez and C. Valverda 1977: Effect on land clearing methods on soil properties and crop performance in an Ultisol of the Amazon jungle of Peru. – Trop. Agric. (Trinidad) **54:** 307–321

(5) North Carolina State University 1980: Agronomic-economic research on soils of the tropics. – Annual Report 1978–79, pp. 69–194, Soil Science Department, North Carolina State University, Raleigh, N. C. USA

(6) ter Kuile, C. H. H. 1983: Technological potentials for food production in the humid and sub-humid tropics of Africa. – Paper presented at the Conference on "Accelerating Agricultural Growth in Sub-Saharan Africa", Zimbabwe, 29. 8.–1. 9. 1983

(7) Fittkau, E. J. 1982: Struktur, Funktion und Diversität zentralamazonischer Ökosysteme. – Arch. Hydrobiol. **95**(1): 29–45

(8) Moormann, F. R. and A. van Wambeke 1978: The soil of the lowland rainy tropical climates: Their inherent limitations for food production and related climatic restraints. – Proc. 11th ISSS Congress. Papers Vol. **2** Univ. Alberta, Edmonton, Canada pp.: 271–291

(9) FAO 1974: Shifting cultivation and soil conservation in Africa. – FAO Soils bulletin **24**, FAO Rom

(10) Institut für Bodenwissenschaften der Georg-August-Universität Göttingen

(11) WENIGER, J. H. und T. TEUSCHER 1979: Pilot-Projekt zur Untersuchung über die Integration der Tierproduktion in kleinbäuerlichen Betrieben mit Kokosanbau in Indonesien. – TU Berlin
(12) WENIGER, J. H. und T. TEUSCHER 1977: Agrarentwicklung auf Grenzstandorten. – Reihe: Studien Nr. IV/17. Fachbereich Internationale Agrarentwicklung, TU Berlin
(13) TOLEDO, J. M. and E. A. S. SERRAO 1982: Pasture and animal production in Amazonia. – pp. 281–309 in: S. B. HECHT (ed.): Amazonia: Agriculture and land use research CIAT. – Cali, Kolumbien
(14) STOLBERG-W., A. Graf zu und G. H. H. FLOHRSCHÜTZ 1982: Levantamento de plantios mistos na colônia agricola de Tomé-Açu-Pará. – EMBRAPA, CPATU Documentos, 6

Anschrift des Autors:
Dr. R. Binsack,
Kastanienstr. 9, D-6380 Bad Homburg 6

SPIXIANA	Supplement 10	97–101	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

Problematik und Folgen der forstlichen Nutzung tropischer Regenwälder

Von **Hans Lamprecht**

Institut für Waldbau Abt. II der Universität Göttingen

Drei Eckpunkte meines Referates ergeben sich aus folgenden bereits von den Vorrednern aufgezeigten Tatsachen:

1. die tropischen Regenwälder sind in ihrer Substanz gefährdet
2. für diese Gefährdung zeichnen in erster Linie verantwortlich:
   a) der unter den heutigen Bedingungen boden- und damit selbstzerstörerisch gewordene traditionelle halbnomadische Brandrodungs-Hackbau
   b) der Auf- und Ausbau exportorientierter Plantagen und Viehwirtschaftsbetriebe
   c) staatliche und private Kolonisierungsvorhaben und andere waldverbrauchende Unternehmungen
   d) abbauende Holzexploitationen und sonstige Waldnutzungen.
3. Die Entwaldungen führen zu schweren ökologischen und ökonomischen Schäden, welche außer lokalen und regionalen auch globale Auswirkungen haben können. Genannt wurden u. a. Bodendegeneration und -zerstörung, Störungen im Wasserhaushalt, Klimaverschlechterungen, Mangel an Brenn- und Nutzholz sowie mannigfachen anderen Waldprodukten.

Als zusätzlicher und letzter Eckpunkt ist zu nennen:

4. Die vornehmste Pflicht forstlicher Tätigkeit besteht darin, die Wälder so zu bewirtschaften, daß all das nicht eintritt, daß sie im Gegenteil ihren vielfältigen Aufgaben jederzeit und auf Dauer voll gerecht zu werden vermögen. Mit der in dieser Aussage enthaltenen Forderung haben wir uns vorzugsweise zu befassen.

Es gibt nicht den geringsten Zweifel darüber, daß die tropische Forstwirtschaft diese ihre zentrale Aufgabe i. a. gar nicht oder nur höchst unzureichend erfüllt. Die Ursachen der fehlenden Pflichterfüllung sind derart vielfältig, daß in der Kürze der verfügbaren Zeit nur einige wenige angesprochen werden können:

1. Naturwälder galten und gelten in den niederen Breiten weithin als wirtschaftlich wertlos, als menschenfeindliche Hindernisse auf dem Weg in die moderne Zivilisation. „Grüne Hölle", „mörderischer Dschungel" und ähnliche Bezeichnungen mehr sind bei „Entscheidungsmachern" und Bevölkerung innerhalb der Tropen, aber auch weit über die Wendekreise hinaus, kennzeichnend für solche Auffassungen.
2. Die lebenswichtigen Schutz- und Sozialfunktionen, welche sie durch ihr bloßes Dasein erfüllen, werden, wenn überhaupt, erst dann erkannt, wenn entwaldete Hänge erodieren, Ödland entsteht, Flüsse überschwemmen, Trockenheit ganze Landstriche unfruchtbar macht.
3. Als Folge der Bevölkerungsexplosion im gesamten Tropenraum ist der Druck auf die verbleibenden Wälder von seiten der um ihre Existenz ringenden Massen landloser Bauern, aber auch von industriellen Agrarunternehmen etc. derart überstark, daß ihm weder Regierungen noch Forstdienste wirksam zu begegnen vermögen. Dieser Druck steigt unaufhörlich.

4. Über eigenständige Forstdienste, forstliche Ausbildungs- und Forschungsstätten verfügen die Länder der niederen Breiten i. a. erst seit wenigen Jahrzehnten. Es fehlt ihnen daher gewöhnlich ebenso sehr an Grundlagenwissen wie an praktischer Erfahrung im Umgang mit ihren Wäldern. In vielen Fällen sind sie mittel- und personalmäßig hoffnungslos unterdotiert.
5. Die höchst komplexen und außerordentlich empfindlich reagierenden Regenwald-Ökosysteme stellen bisher kaum verstandene, sicherlich aber außerordentlich schwer steuerbare Forstwirtschaftsobjekte dar. Waldbaulicher Technologietransfer aus den gemäßigten Breiten kommt nicht in Betracht. Da standorts- und waldangepaßte Eigenentwicklungen weithin fehlen, beschränken sich die forstlichen Eingriffe zumeist auf die Entnahme der wenigen Nutzholzstämme. Zurück bleiben abgesahnte, wirtschaftlich entwertete Bestände; ihre endgültige Vernichtung fällt umso leichter als sie über die Exploitationswege zugänglich geworden sind.

   Seit einigen Jahren ermöglichen neue Verarbeitungstechnologien die Verwendung praktisch der gesamten Regenwaldbiomassen. Damit ist konkret die Gefahr gegeben, daß die industrielle, forstliche Ausbeutung zunehmend nicht mehr „nur" zur Verarmung, sondern auf direktem Weg zur Waldvernichtung führt.

Die genannten Tatsachen – viele weitere ließen sich anführen – vermitteln ein höchst düsteres Bild von Gegenwart und Zukunft der tropischen Regenwälder. Die bereits des öfteren angesprochene Frage, ob denn überhaupt reale Chancen bestehen, sie in einem ihre Funktionstüchtigkeit gewährleistenden Umfang zu bewahren, ist jedenfalls voll berechtigt. Ich will versuchen, sie aus forstlicher Sicht zu beantworten.

Der verhängnisvolle Gang der Dinge läßt sich nur dann aufhalten bzw. rückgängig machen, wenn es gelingt, diejenigen Waldflächen auf Dauer zu erhalten bzw. neu zu schaffen, welche zur nachhaltigen Erfüllung der für das Wohlergehen der Bevölkerung unentbehrlichen Produktions- und Schutzfunktionen im weitesten Sinne unerläßlich sind. Wie hoch das Bewaldungsprozent sein muß, um eine Landschaft ökologisch stabil zu erhalten und die Versorgung der Bevölkerung mit Walderzeugnissen sicherzustellen, läßt sich nicht generell festlegen. Es kann jedoch davon ausgegangen werden, daß in den immerfeuchten Tropen das Minimum nicht unter rd. $^1/_3$ der Gesamtfläche liegt. In vielen Fällen wird es wesentlich höher sein, z. B. im Gebirge und überall dort, wo die Böden unter jedweder Nutzungsart mit Ausnahme der forstlichen über kurz oder lang unfruchtbar werden.

In unserem Zusammenhang entscheidender als Prozentzahlen ist die Feststellung, daß die Forstdienstorganisationen außerstande sind, aus eigener Kraft Waldflächen in den notwendigen Größenordnungen zu sichern. Gegenüber dem Ansturm landbedürftiger Kleinbauern und landraffender Großgrundbesitzer stehen sie überall von vorneherein auf verlorenem Posten. Der Teufelskreis von Landhunger – Waldvernichtung – Bodenzerstörung, welcher zwangsläufig zu weiteren Rodungen ruft, kann nur dann durchbrochen werden, wenn die Sanierungsmaßnahmen sich nicht in der Bekämpfung einzelner Auswirkungen erschöpfen, sondern das Übel an der Wurzel packen. Das kann allein durch eine den ökologischen Möglichkeiten angepaßte Landnutzungsplanung und – noch entscheidender – deren zielstrebige Umsetzung in die Praxis geschehen. Diese Aufgabe ist derart gigantisch, daß sie nur in einem umfassenden, koordiniert arbeitenden Verbundsystem von Planern, Forschern, Politikern und Praktikern lösbar erscheint. Zu berücksichtigen sind eine Fülle immer wieder anders gelagerter sozialer, soziologischer, ökonomischer, erzieherischer, politischer, kultureller, religiöser etc. Gegebenheiten, Auswirkungen und Rückwirkungen, auf die hier nicht eingegangen werden kann. Nur soviel sei gesagt: Landnutzungsprojekte, welche keine für die Betroffenen befriedigenden Lösungen des Problemkomplexes Brandrodungs-Subsistenzwirtschaft anzubieten vermögen, sind mit Sicherheit zum Scheitern verurteilt. Die von diesem Nutzungssystem abhängigen Kleinbauern beweisen unwiderlegbar, daß Armut tatsächlich der schlimmste Feind der Natur ist.

Wenn auch der Forstmann die angedeuteten Probleme keinesfalls allein zu bewältigen vermag, so ist seine Mitwirkung doch unentbehrlich im Team der Landnutzungsplaner. Allerdings muß eine engstirnige Interessenvertretung zugunsten des Waldes vermieden werden. Land- oder viehwirtschaftlich

dauerhaft ertragsfähige Flächen sind zur Urbarmachung freizugeben. Anderswo werden Dauer-Mischkulturen mit sog. agro-forstlichen bzw. silvo-pastorilen Systemen möglich sein. Auch in solchen Fällen hat die Forstwirtschaft zurückzutreten. Der Erzeugung von Nahrungsmitteln kommt überall 1. Priorität zu, wo die Rodung nicht den Beginn der Boden- und Produktionszerstörung darstellt. Umso entschiedener kann und muß sie für die Erhaltung der Wälder eintreten, welche aus Schutz- und/oder Produktionsgründen unentbehrlich sind. Soweit einige wenige Anmerkungen zur Landnutzungsplanung aus forstlicher Sicht.

Im Gegensatz zur Ausweisung von zu erhaltenden und neu zu schaffenden Waldflächen, welche eindeutig außerhalb und über der direkten forstlichen Einflußsphäre angesiedelt ist, obliegt deren Schutz und Betreuung den inzwischen in den meisten Tropenländern aufgebauten staatlichen Forstverwaltungen. Wie geschieht das bzw. wie sollte das geschehen?

Grundsätzlich sind folgende 3 Möglichkeiten denkbar:

1. sie werden unter integralen Schutz gestellt, z. B. als biologische Reservate, Nationalparks, Bannwälder usw. Der augenscheinlichste Vorteil wäre, daß alle Schutzwirkungen automatisch erhalten blieben und kaum Bewirtschaftungskosten anfielen. Auf Holz- und andere Nutzungen müßte allerdings verzichtet werden. So bestechend solche und ähnlich Vorschläge sich für jeden um die Zukunft der Regenwälder Besorgten anhören mögen – sie sind wirklichkeitsfremd. Kein Tropenland kann es sich leisten, seine Wälder ungenutzt zu lassen. Für Parks und Totalreservate werden bestenfalls kleine Teile des ökologisch und ökonomisch erforderlichen Waldareals verfügbar sein. Zur in jeder Hinsicht voll befriedigenden Funktionserfüllung bedarf es in den meisten Fällen größerflächiger Waldgebiete.
2. Fortführung der traditionellen Nutzungsweisen, sprich Exploitation der Werthölzer in Eigenregie oder durch Konzessionäre. Die Vorteile, welche die Beibehaltung eines bekannten und eingespielten Systems bieten, liegen auf der Hand. Da selbst massenreiche Bestände nur geringe Mengen marktgängiger Hölzer, etwa in der Größenordnung von 1–5 Bäumen/ha = 2–15 m^3/ha enthalten, führt die Ausbeutung nicht zur Zerstörung. Zumindest teil- und zeitweise zerstört wird jedoch das ohnehin geringe wirtschaftliche Ertragspotential exploitierter Naturwälder. Die von interessierter Seite verbreitete Behauptung, Exploitationsbestände würden sich wertmäßig nach einiger Zeit von selbst regenerieren, trifft nachweisbar nur in Ausnahmefällen zu. Fehlender Wert, mehr aber noch die exploitationsbedingte Aufschließung ermöglichen sehr oft das Eindringen von Brandrodungsbauern, die das Zerstörungswerk vollenden.

   Es besteht kein Grund zur Annahme, daß die traditionellen selektiven Nutzungen sich künftig weniger negativ auswirken werden als in der Vergangenheit. Für eine walderhaltende Forstwirtschaft stehen sie daher nicht zur Diskussion. Es bleibt als 3. Möglichkeit
3. die Umformung der ursprünglichen Regenwälder in hochwertige Wirtschaftsbestände, deren nachhaltige Ertragsfähigkeit die verwertbare Naturproduktion deutlich übersteigt. Die Behauptung, Regenwälder ließen sich durch erhöhte Nutzungen vor dem Untergang retten, mag paradox klingen, zumindest steht sie im Gegensatz zu der weit verbreiteten Forderung nach Einstellung jeglicher Holzentnahmen. Sie muß daher begründet werden. Das soll – kurz zusammengefaßt – in folgenden 3 Thesen geschehen:

These 1: Naturwälder vermögen i. a. den berechtigten wirtschaftlichen Ansprüchen nicht oder nur unzureichend zu genügen. Die geringe Zahl marktfähiger Hölzer wurde bereits erwähnt. Dazu kommt die enorme Heterogenität der aufstockenden Massen nach Holzarten und Dimensionen, welche die industrielle und gewerbliche Verwertung des Holzes ungemein erschwert. Trotz der enormen Biomassenproduktion ist der Zuwachs, das ist die laufende Holzerzeugung, enttäuschend gering. Großflächig betrachtet ist die Nettoproduktion gleich 0, weil der Urwald nur das ersetzt, was ausfällt.

Als Fazit bleibt: tropische Regenwälder sind aufgrund der natürlichen Zusammensetzung, Strukturen und Zuwachsträgheit keine geeigneten Objekte für eine nachhaltig ertragbringende Forstwirtschaft.

These 2: Der fehlende bzw. unzureichende Wirtschaftswert ist ein gewichtiges, vielbenutztes Argument zugunsten von Rodungsprojekten jeglicher Art, auch dort und dann, wo die Entwaldungen zur Zerstörung der Bodenfruchtbarkeit führt. Daß bei derartigen Überlegungen die Schutzfunktionen der Wälder – u. a. weil kaum in Geld ausdrückbar – außer acht gelassen werden, ist zwar grundfalsch, nichtsdestoweniger aber eine Tatsache. Das heißt nichts anderes, als daß bei Entscheidungen über die zukünftige Bodennutzung die ertragsschwachen Naturwälder beinahe automatisch von vorneherein auf der Verliererseite stehen.

These 3: Die Umformung der Regenwälder zu volkswirtschaftlich wertvollen Gütern ist ein unentbehrliches Mittel – wenn auch nicht das einzige – zu ihrer Erhaltung. Es darf als sicher gelten, daß Produktionswälder, welche nachhaltig wertvolle Rohstoffe erzeugen, sich wesentlich leichter vor Zugriffen irgendwelcher Interessenten schützen lassen als solche, die keinen direkten oder nur gelegentlich geringen Nutzen bringen.

Als nächstes ist zu fragen nach den konkreten Möglichkeiten zu derartigen Umformungen. Mit anderen Worten: gibt es Waldbauverfahren, mit deren Hilfe sich ertragsschwache Ur- in höherwertige Wirtschaftswälder transformieren lassen? Die Antwort ist ja; die entsprechenden Waldbautechniken sind unter dem Begriff „Domestizierung" bekannt. Im Prinzip können Urwalddomestizierungen erfolgen durch Umwandlung oder Überführung.

Unter Umwandlung wird verstanden der vollständige und größerflächig gleichzeitige Ersatz der ursprünglichen Bestockung durch eine höherwertige. Das geschieht mittels Kahlschlag und anschließender Pflanzung auf der geräumten Fläche. Kultiviert werden i. d. R. eine oder einige wenige schnellwachsende Baumarten, die kurzfristig hohe Massenerträge versprechen. Offensichtlich führen Umwandlungen zumeist zur Anlage von Holzzuchtplantagen. Auf Vor- und Nachteile derartiger Produktionssysteme kann nicht eingegangen werden. Immerhin sei gesagt, daß sie sich von landwirtschaftlichen Monokulturen kaum unterscheiden und bioökologisch ähnlich labil sind wie diese. Die vielfältigen Funktionen echter Wälder vermögen sie in mancher Hinsicht nur unzureichend oder gar nicht zu erfüllen. Die möglichen Mehrerträge werden mit hohen Betriebsrisiken und substanziellen Verlusten an Funktionstauglichkeit (z. B. hinsichtlich Boden- und Klimaschutz, der Erzeugung von für die einheimische Bevölkerung wichtigen Nebenprodukten und -nutzungen, Erhaltung genetischer Ressourcen, Artenvielfalt etc.) erkauft. Holzplantagen sind entwaldetem Ödland ohne Zweifel vorzuziehen, Mehrzweckwäldern, wie sie auch in den Tropen zunehmend benötigt werden, sind sie unterlegen.

Wesentlich positiver sind die Überführungssysteme bzw. deren Ergebnisse zu beurteilen. Unter Überführung wird die graduelle und allmähliche Umformung eines Waldes nach Zusammensetzung und/oder Strukturen verstanden. Kennzeichnend ist, daß das Domestizierungsziel ohne Zerstörung, sondern lediglich über partielle Veränderungen im ursprünglichen Ökosystem erreicht werden soll. Von solchen vergleichsweise naturnahen Vorgehensweisen erhofft man sich nicht nur geringere Domestizierungskosten, sondern vor allem auch die Vermeidung von schädigenden Rückwirkungen auf Standorte und Bestockungen sowie eine dem Ursprungszustand vergleichbare biozönotische Stabilität und Funktionstüchtigkeit der künftigen Wirtschaftsbestände.

Es gibt eine ganze Reihe von Überführungssystemen, die hier nicht im einzelnen aufgeführt und noch weniger beschrieben werden können. Beispielhaft seien genannt:

1. die sog. Anreicherungssysteme, unter denen die Schneisen- oder Linienpflanzungen überall zwischen den Wendekreisen verbreitet sind. In den Anreicherungsbeständen werden parallel verlaufende Schneisen aufgehauen und die Schneisen mit standortstauglichen Wertarten ausgepflanzt. Sie werden systematisch gepflegt und sollen die herrschenden Bäume im Endbestand bilden. Die unteren Kronenschichten setzen sich aus einer bunten Mischung aller übrigen standortsheimischen Arten zusammen.
2. die Verbesserungshiebe, welche in jüngeren Beständen durchgeführt werden. Sie bestehen in der wiederholten systematischen Begünstigung der besten Individuen in der vorhandenen Bestockung. Ziel ist ein erntereifer Wald, dessen Oberschicht sich vorwiegend aus den lebenslang gepflegten

Wertbäumen zusammensetzt, während alle übrigen Arten vorwiegend im Nebenbestand erhalten bleiben.

3. die gelenkte Naturverjüngung wertvoller Arten. Mehrere im Prinzip unserem Schirmschlagbetrieb vergleichbare Verjüngunssysteme wurden in den dazu besonders geeigneten Dipterocarpazeenwäldern Südostasiens entwickelt, ein anderes, das sog. Tropical Shelterwood System, stammt aus den afrikanischen Regenwäldern. Bei allen geht es im wesentlichen um die allmähliche Auflockerung des Altholz-Kronendaches. Die sich einstellende Naturverjüngung der wertvollsten Arten wird sorgfältig kontrolliert, gepflegt und gefördert. Die Jungbestände setzen sich in der Oberschicht ausschließlich oder doch vorzugsweise aus gutgeformten wertholzproduzierenden Bäumen zusammen. Sie bilden auch die Hauptmasse des Erntebestandes.

Trotz unbestreitbarer Lückenhaftigkeit dürfte die Übersicht immerhin gezeigt haben, daß es an ökosystemtauglichen forstlichen Methoden zur wirtschaftlichen Inwertsetzung tropischer Regenwälder nicht fehlt. Was fehlt, ist vielmehr die konsequente Anwendung dieses Instrumentariums in der tropenwaldbaulichen Praxis auf großen Flächen. Unter den mannigfachen Ursachen für diese enttäuschende Tatsache ist eine der entscheidenden das erschreckende Defizit an biologischem, ökologischem, waldkundlichem und waldbaulichem Grundlagenwissen über die tropischen Regenwald-Ökosysteme und die oft beinahe unübersehbare Zahl ihrer Baumarten.

Die gewaltigen Informationslücken müssen durch zielstrebige, beharrliche Forschung möglichst bald gefüllt, die praktische Erfahrung in langfristigem forstlichem Umgang mit diesen Wäldern erworben werden. Anders ist die notwendige solide Basis für eine zielgerechte Waldbewirtschaftung nicht zu schaffen. Die wenigsten Tropenländer sind jedoch heute und in näherer Zukunft in der Lage, aus eigener Kraft die Waldforschung in ausreichender Breite, mit der erforderlichen Intensität und der gebotenen Kontinuität zu betreiben. Sie bedürfen dazu der Unterstützung von außen.

Ohne auf den vielschichtigen Komplex ,,Forschungshilfe" im Rahmen der Entwicklungszusammenarbeit einzugehen, möchte ich abschließend doch sehr eindringlich darauf hinweisen, daß Regenwaldforschung im weitesten Sinne des Wortes nicht nur ein unentbehrliches Werkzeug zur Erhaltung der unbedingt erforderlichen Flächen darstellt, sondern, daß sich auf diesem weiten Feld auch für viele von uns, die wir aus Sorge um ihre Zukunft zusammengekommen sind, ganz konkrete Möglichkeiten ergeben, wirklich wirksame Beiträge zu ihrer Rettung zu leisten, bevor diese höchstorganisierten, vollkommensten Lebensgemeinschaften auf unserer Erde unwiederbringlich verloren sind.

Anschrift des Autors:
Prof. Dr. H. Lamprecht,
Institut für Waldbau der Universität Göttingen
Abt. II: Waldbau der Tropen und Naturwaldforschung
Büsgenweg 1, D-3400 Göttingen

SPIXIANA	Supplement 10	103–106	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

Problematik und Folgen der Nutzung tropischer Regenwälder – Alternativen –

Von **F. G. Heim**

DSE/ZEL, Feldafing

Der Vortrag resultiert aus einer Tagung der Deutschen Stiftung für internationale Entwicklung/Zentralstelle für Ernährung und Landwirtschaft (DSE/ZEL), die vom 21. bis 24. Juni 1983 in Feldafing mit der Thematik „Ländliche Entwicklung und Ressourcenschonung – Herausforderung oder Widerspruch?"[1] durchgeführt wurde.

Die Teilnehmer der Tagung waren bestrebt, nicht bei der Analyse der Probleme stehen zu bleiben, sondern Entscheidungshilfen für Entwicklungspolitik und -praxis herauszuarbeiten. In drei Arbeitskreisen wurde die Problematik der ländlichen Entwicklung unter gleichzeitiger Schonung der Ressourcen für

- die Gebiete der feuchten Tropen,
- die regenarmen Gebiete der Tropen und Subtropen, und
- die Bergregionen der Tropen und Subtropen

diskutiert.

Im Rahmen des IGA-Symposiums „Tropische Regenwälder" ist allerdings nur die Ökoregion „feuchte Tropen" von Bedeutung. Innerhalb dieser Ökoregion umfaßt der tropische Regenwald die Subregionen

- Berg-, Höhen- und Wolkenwälder,
- immergrüner tropischer Tieflandregenwald, und
- Flußniederungen und Überschwemmungsgebiete.

1. **Die Berg-, Höhen- und Wolkenwälder** (Tropical Mountain Forests) nehmen zwar flächenmäßig eine kleine Fläche ein, können jedoch im Falle einer ökologischen Schädigung schwerwiegende Rückwirkungen auf tiefer gelegene Gebiete haben.

Die traditionellen Bewirtschaftungsweisen, die sich auf extensive Viehhaltung und Sammler- und Jägerwirtschaft konzentrieren, haben keinen negativen Einfluß auf das bio-ökonomische Gleichgewicht dieser Gebiete. Problematisch wird es, wenn Einwanderungen stattfinden, die zu ökotopfremden Produktionssystemen und zu Rodungen führen. Denn nach Abholzung selbst kleiner Flächen tritt aufgrund der Kombination von hohen Niederschlägen, tiefgründiger Bodenverwitterung und starker Hangneigung Erosion auf. Sekundärursachen der Abholzung sind vor allem erhöhte Geburtenzuwachsraten, verkehrsmäßige Erschließung dieser Gebiete, Exportnachfrage nach Holz und Agrarprodukten sowie ansteigender Kapitalbedarf der Regierungen dieser Länder.

Die flächenmäßig unkontrollierte Abholzung in den Berg-, Höhen- und Wolkenwäldern beeinträchtigt die Gesamtmenge der Niederschläge und den Wasserhaushalt der Einzugsgebiete. Sie verursacht Erosion, die zu starker Sedimentation und zu anormalen Wasserspiegelschwankungen an den aus

---

[1]) Der Bericht über die Tagung erschien 1984 unter demselben Titel bei der Nomos Verlagsgesellschaft Baden-Baden, ISBN 3-7890-0876-1

diesem Gebiet kommenden Flüssen führt. Dadurch werden die Produktions- und Siedlungsverhältnisse in den betroffenen Tieflandregionen in stärkster Weise gefährdet.

Jegliche weitere flächenmäßig unkontrollierte Abholzung in den Berg-, Höhen- und Wolkenwäldern muß durch Förderung der Abwanderung, durch Abwendung der Zuwanderung durch langfristig sinnvolle Alternativsiedlungsgebiete und durch nur auf selektive Nutzung weniger Nutzholzarten beschränkte Forst- und Holzwirtschaft verhindert werden. Zur Verbesserung der Lebensverhältnisse der schon ansässigen Bevölkerung und zum Erosionsschutz sind die Umwandlung der Jahreskulturen und Viehweiden in Dauerkulturen bis zum Übergang zu kleinbäuerlichen Agroforstwirtschafts-Systemen einschließlich der notwendigen komplementären Maßnahmen nötig.

2. **Die immergrünen tropischen Regenwälder** (Tropical Lowland Rainforests) sind nicht nur die größte, sondern auch die problematischste Region der feuchten Tropen. Von den dort hauptsächlich praktizierten Produktionssystemen (Sammler, Jäger und Fischer; Brandrodungssysteme; Forst- und Holzwirtschaft; Plantagenwirtschaft; Viehhaltung; Siedlungsgebiete) ist das System der Sammler, Jäger und Fischer das einzige, das den ökologischen Bedingungen optimal angepaßt ist und keinerlei feststellbare Schäden anrichtet.

Die Hauptprobleme der tropischen Regenwälder können wie folgt zusammengefaßt werden:

a) Mit nur ganz geringen Ausnahmen (5–15%) weist diese Region geringe Tragfähigkeit und nährstoffarme Böden auf, die für den Ackerbau mit Jahreskulturen im herkömmlichen Sinne ungeeignet sind.

b) Die diese Region bedeckenden Wälder sind diesem Standort optimal angepaßt, weisen eine extrem große Artenvielfalt auf (was ihre direkte wissenschaftliche Nutzung erschwert) und stellen ein sehr labiles Ökosystem dar, das auf großflächige Totalrodungen mit Zusammenbruch reagiert, und die Umwandlung in landwirtschaftliche Nutzflächen in großem Maßstab unmöglich macht.

c) Die ökologische Gefährdung dieser Region beruht hauptsächlich auf der großflächigen Waldvernichtung durch:
   - raubbauartige Waldvernichtung ohne forstwirtschaftliche Praktiken,
   - Eindringen von Siedlern mit Brandrodungsfeldbau,
   - Umwandlung in Weideland, Ackerland und Großplantagen.

d) Die teilweise niedrigen Lebensbedingungen der Bevölkerung und die geringen Chancen für eine Verbesserung stellen ein soziales Problem dieser Region dar.

e) Standortgerechte Produktionssysteme, die zur Lösung von ökologischen, ökonomischen und sozialen Problemkomplexen beitragen können, sind zum einen wenig verbreitet und müssen zum anderen weiterentwickelt werden.

Maßnahmen in dieser Region bedürfen der Berücksichtigung einer Reihe von institutionellen, planerischen, politischen, sozialen und ökonomischen Bedingungen und Forderungen, die Voraussetzung von Entwicklungsmaßnahmen sein müssen. U. a. umfassen diese sowohl die Durchsetzung einer angepaßten Agrarverfassung als auch umfassende Aktionen der Information und Bewußtseinsbildung. Unter diesen Voraussetzungen sind Empfehlungen im wissenschaftlichen Forschungsbereich sowie im Maßnahmenbereich möglich.

Im wissenschaftlichen Forschungsbereich können vier Gebiete identifiziert werden:

a) Sammlung, Sichtung, Auswertung und systemanalytische Synthese der vorhandenen Daten und Informationen über Struktur, Funktionen, Dynamik und Produktivität der tropischen Regenwälder.

b) Dokumentation und Auswertung des heutigen Wissensstandes bezüglich der angepaßten, bodenständigen und nachhaltigen Produktionssysteme.

c) Agrarstrukturelle Vorplanung mit Forschung auf dem soziokulturellen Bereich als interdisziplinärer Ansatz und als Forschung vor Ort.

d) Entwicklung von Formen der Artenmischung und des Aufbaus von forstlichen und agroforstlichen Beständen, die versprechen, die gesetzten Betriebs- und Wirtschaftsziele mit einem möglichst geringen technischen und finanziellen Aufwand bei möglichst geringem ökologischen und wirtschaftlichen Risiko und einem möglichst hohen Maß der Selbstregulierung zu erreichen.

Im Maßnahmenbereich müssen der spezifischen Situation des tropischen Regenwaldes angepaßte Produktionstechniken und Produktionssysteme identifiziert, beurteilt und weiter- oder eventuell neu entwickelt und implementiert werden. Vorzugsweise sollen diese Maßnahmen auf autochthonen Techniken und Systemen aufbauen. Bei der Implementierung sollen besonders der praktische Feldversuch, die Ausbildung, die Beratung, die Kredit- und Vermarktungseinrichtungen berücksichtigt werden, die der kleinbäuerlichen und genossenschaftlichen Produktionsweise im tropischen Regenwald sowie der agroforstlichen Produktionsweise angepaßt sind.

Die vorrangig zu fördernde Betriebsform ist der kleinbäuerliche Betrieb, der zuerst mehr oder weniger Subsistenzlandwirtschaft betreibt und, mit dem allmählichen Ausbau der institutionellen Infrastruktur, langsam zur Marktproduktion übergeht. Alle Maßnahmen basieren auf integralen Produktionssystemen, deren Charakteristikum eine standortschützende Vegetationsdecke ist. Dies kann das komplexe Kronendach der natürlichen oder leicht veränderten Pflanzengesellschaft oder die künstlich geschaffene Pflanzengesellschaft sein. Die Schutzordnung schließt jedoch Monokultur aus. Zu diesem System gehört es auch, daß der Anbau unterhalb der Baumgipfel in ein bis drei Stockwerken betrieben wird. Grundsätzlich sollten Jahreskulturen nur auf jungen Sedimentböden oder vulkanischen Böden angepflanzt werden. Hierzu gehört auch die intensive Nutzung vor allem der stehenden Gewässer zur Fischzucht, die systematische Wildhege und Bejagung von Teilen der natürlichen Fauna und auch das Sammeln wildwachsender Früchte, Blätter, Harze usw., die in der pharmazeutischen, kosmetischen und chemischen Industrie benötigt werden. Rinderhaltung dürfte sicher problematisch sein. Wirtschaftlicher und ökologisch auch einfacher ist es, den Bedarf an tierischen Proteinen durch Haltung von Schweinen und diversen Geflügelarten zu decken.

3. Die **Flußniederungen** und **Überschwemmungsgebiete** liegen galerie- und inselartig im Bereich der tropischen Tieflandregenwälder, meist an den Mittel- und Unterläufen der Flüsse. Diese Region weist bei weitem die stärkste Konzentration nährstoffreicher Böden (Überschwemmungssedimente) in den feuchten Tropen auf.

Die Flußniederungsgebiete, besonders in Süd- und Südostasien, gehören zu den am dichtesten besiedelten Gebieten der Erde. Die Landnutzung ist insbesondere durch intensiven Naßreis- und Gemüseanbau gekennzeichnet. Die Viehhaltung weist eine hohe Bestandsdichte auf, wird jedoch meist extensiv betrieben. Da Wasserstraßen vorhanden sind, zeichnet diese Gebiete eine gute Infrastruktur aus. Durch Zusatzbewässerung kann auch eine Landnutzung in trockenen Monaten ermöglicht werden. Ein großes Potential an Fischen ermöglicht im allgemeinen eine ausreichende Proteinversorgung.

Besonders in Südostasien ist die Betriebsgrößenstruktur sehr klein. Durch Strukturwandel in Richtung „Share-Cropping" werden Kleinproduzenten verdrängt. Die Folge ist extensive Landnutzung und Raubbau am Boden, die zu Produktionsrückgang führen.

Der Naßreisanbau hat sich in Süd- und Südostasien über lange Zeiträume entwickelt und dabei beachtliche Erfolge erzielt. Er stellt jedoch hohe Anforderungen an die soziale Organisation der Bevölkerung. Fraglich ist, ob dies in Afrika und Südamerika ebenso praktiziert werden kann, da die Voraussetzungen und Traditionen dort nicht gegeben sind. Eine weitere Bedingung für den großräumigen Naßreisanbau besteht in der Wasserregulierung, der Erosionsverhinderung, der Nivellierung und Drainage. Dies setzt Kapital oder eine große Anzahl billiger Arbeitskräfte voraus. Weltweit ist zu beobachten, daß diese Gebiete, aufgrund von Rodungen in höher gelegenen Gebieten, zunehmend häufigere, größere und unregelmäßigere Überschwemmungen hinnehmen müssen.

Überschwemmungsgebiete tropischer Flüsse sind Feuchtgebiete spezieller Natur. Ihre Ausdehnung wird weltweit auf 100 Mio. ha geschätzt. Zu diesen Gebieten zählt auch die Várzea des Amazonas, die

periodisch, aquatisch oder terrestrisch erscheint. Die Flächenanteile verschieben sich entsprechend dem Jahresgang des Flußpegels erheblich.

In den Flußniederungen und Überschwemmungsgebieten ist entweder durch Steigerung der Flächenerträge und Intensivierung der Land- und Viehwirtschaft oder durch multiple Nutzungsformen eine erhebliche Steigerung der Nahrungsmittelproduktion möglich. Berücksichtigt werden müssen nachhaltige Anbausysteme, eine bessere Nutzung der Wasserwege zum Transport, eine Intensivierung der Fischerei, kleinräumige Wasserregulierungen, sowie eine Förderung der sozialen Institutionen zur Erhöhung der Partizipation bei Planungs- und Entscheidungsprozessen in dichtbesiedelten Gebieten.

Die hier dargestellten Ansätze für Alternativen zur Problematik und Folgen der Nutzung tropischer Regenwälder müssen vor dem Hintergrund ständiger Veränderungen im sozio-ökonomischen Bereich gesehen werden. Diese Bedingungen müssen bei der Planung von Entwicklungsprogrammen in diesen Regionen berücksichtigt werden.

Diese ständigen Veränderungen betreffen den ökonomischen, gesellschaftlichen und produktionstechnischen Bereich. Sie werden ebenso beeinflußt von den politisch-ökonomischen Wechselbeziehungen zwischen Industrie- und Entwicklungsländern einerseits und von schlechtem Management, unzureichenden Anreizen, falsch gesetzten nationalen Prioritäten, mangelhaften Produktionsmethoden usw. andererseits. Schlechte Ernten haben eben nicht allein ihre Ursachen in Naturkatastrophen. Letztere nehmen allerdings an Häufigkeit zu, je mehr der Mensch das ökologische Gleichgewicht in der Natur zerstört.

Anschrift des Autors:
F. G. Heim,
Deutsche Stiftung für internationale Entwicklung,
Zentralstelle für Ernährung und Landwirtschaft (ZEL),
Wielinger Straße 52, D-8133 Feldafing.

SPIXIANA	Supplement 10	107–113	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

The status of tropical forests in South East Asia

By **J. I. Furtado**

University of Malaya, Kuala Lumpur, Malaysia
and
Commonwealth Secretariat, London, Great Britain

Abstract

South East Asia is endowed with an environment rich in natural biological resources dominated by tropical forests. This biotic luxuriance is due to a stable tropical climate, to the centre of origin of several animal and plant groups in this region, and to a long historical period for evolution. The biotic richness has co-evolved with the environment. Very little of this biological resource is understood, and only a very small fraction of it is commercially utilised. In the wake of increasing pressures for land development, adequate samples of the natural environment (and its resource potential) has to be conserved, if only to afford posterity a resource potential for its own livelihood, recreation and development. There is a need for new approaches to development planning incorporating the interests of tropical forest conservation.

Introduction

South East Asia with an area of 4.5×10^6 km^2 is characterised by an environment rich in natural biological resources and dominated by tropical forests. These forests are among the oldest known to man, being more than 30×10^6 years old, due to their evolution in luxuriant and non-periodic environmental conditions. They are dominated by trees of the family Dipterocarpaceae.

The population of this region is about 250×10^6 with an annual growth rate of about 2.5 %. This rapid population growth imposes socio-economic and developmental stresses on the natural environment and its rich biological resource base. These stresses are additional to the harsh socio-biological conditions for development, due to colonial history, namely Janzen 1973):

(1) Already lower levels of potential and realised resources per capitum;
(2) Purchase of resource harvests at low prices unrelated to their worth;
(3) National borders based on resource partitioning for the more advanced nations;
(4) Interaction of opposing pressures on social structures, with radically differing goals in resource use;
(5) Social aspirations modelled on exploitative social systems of the more advanced nations; and
(6) Low levels of expenditure of usable productivity per unit of human effort.

Environment and resource base.

The tropical forest environment and its resource base may be examined from several dimensions:

(1) Climate and soil
(2) Vegetation types
(3) Ecosystem structure and function
(4) Material cycles
(5) Flora
(6) Fauna and
(7) Drainage system

1. Climate and soil

South East Asia enjoys a tropical equatorial climate characterised by a high rainfall (exceeding 2 000 mm per year) dominated by monsoons and thunderstorms, a high relative humidity (about 80–90%), a high average temperature (26° C) and a high solar radiation (500 cals/cm^2/day). The high insolation and rainfall over historical time in this region has accelerated weathering and senility resulting in oxisol and ultisol soil types with impoverished nutrients. Furthermore, the litter layer on the soil is thin due to rapid nutrient cycling caused by high rainfall and insolation. Rapid nutrient cycling is enhanced by mycorrhizal associations. The soils in the region are thus nutrient deficient especially in calcium and phosphorus; and nitrogen fixation by algae and legumes is important.

The soils are highly susceptible to erosion depending on the slope of the land, length of flood path, soil type, soil cover, and the nature and intensity of rainfall and insolation. Soil erosion increases by one to two orders of magnitude at steep slopes, under open canopy or during short fallow periods in shifting cultivation.

2. Vegetation types

Table 1: Tropical Moist Forest Climax Area of the World (SOMMER 1976) (millions of hectares)

Subcontinent	Total land area	Evergreen rain forest	Semi deciduous forest	Moist deciduous forest or forest Savanna mossic+	Total moist forest area	Percent of total land area	Percent of world total moist forest area
East Africa	236	13		12	25	10.6	1.6
Central Africa	408	197		72	269	65.9	16.8
West Africa	356	50		18	68	19.1	4.2
Total Africa	1000	260++		102	362	36.2	22.2
Latin America	1401	600		150	750	53.5	46.9
Central American/ Caribbean Region	166	27	26		53	31.9	3.3
Total Latin America	1567	627	26	150	803	51.2	50.2
Pacific Region	374	48			48	12.8	3.0
Southeast Asia	448	237	15	50	302	67.4	18.9
South Asia	348	12	15	58	85	24.4	5.3
Total Asia	1170	297	30	108	435	37.2	27.2
Total Humid Tropics	3737	1184	56	360	1600	42.8	100.0

+Refers only to Africa

++Evergreen and semi-deciduous types.

The vegetation in South East Asia is dominated by the tropical moist forests. Although this region has the next most extensive area of climax tropical moist forest after Central and South America (302×10^6 ha) (Table 1), it is only 18.9% of the climax tropical moist forest. However, it covers the most extensive area of land (67%) in comparison to Central Africa or Central and South America, because of its longer evolutionary history in the tropics. Nevertheless, about 38.1% of this tropical moist forest has been lost through conversion for agriculture and other uses, so that only 187×10^6 ha of this vegetation type actually occurs in the region.

This vegetation type is extremely rich in biological diversity. Grossly, it consists of the evergreen rain forest which is dominant, semi-deciduous forest, moist deciduous forest and of forest savanna. Each of these forest types may be further classified according to dominant species composition. The immense variety of vegetation types is demonstrated by the fact that no two patches of forest one to two kilometres apart, are exactly identical. This variety is due to intense competition for nutrients on the ground and light at the canopy, under high and relatively stable insolation and precipitation, resulting in a narrow niche space or a high degree of specialisation for each species.

3. Ecosystem structure and function

The ecosystem structure and funtion of the tropical moist forest is determined by the vegetation type. The vegetation is vertically stratified comprising an emergent discontinuous layer and a continuous canopy layer 30–40 m above ground, both dominated by trees of the family Dipterocarpaceae, essentially timber trees; a discontinuous understorey layer dominated by fruit trees; epiphytes, climbers and boles that link the canopy to the ground; and a ground layer of herbs, seedlings and litter. There are also horizontal discontinuities due to abiotic factors such as drainage channels, and biotic factors such as rotting tree trunks. This complex structure is enhanced by intense competition at the canopy and ground layers, resulting in a high degree of symbiotic associations of various sorts.

The regeneration time for such an ecosystem is estimated to be about 600–800 years (Webb 1977), depending on the availability of parental stocks which are seriously threatened by large-scale land clearance. The regeneration process is complicated by various groups of succession species that have different light and shade requirements for seedling and adult growth, different capacities of seed production and viability and different mechanisms of pollination and seed dispersal.

The tropical moist forest ecosystem has a high biomass averaging 450 m tons/ha, of which 60–85% is in the stems, hence their timber value. These stems are thus nutrient reservoirs, and their felling for timber results in gross nutrient deficiency and hence longer periods for forest regeneration. With selective felling the moist forests may regenerate somewhat in as short a period as more than 50 years.

The rich diversity of the ecosystem is demonstrated by the occurrence of more than 100 tree species/ha at a density of 1–2 trees/species/ha, of more than 600 trees/ha and of more than 16,000 plants/ha. Maintenance of sustainable populations of parental stocks thus demands the conservation of large areas, 1000 ha or more. This rich diversity contributes to the high biomass and to a high leaf area index of 8 tons/ha.

As a consequence, primary production is high being of the order of 70–100 m tons/ha/year, and community respiration is also high. The resultant net primary production is of the order of 22 m tons/ha/year which lower than that of temperate forests, and tropical perennial plantation crops. About half of this net production is diverted to growth, 80% of it to the trunk wood; and the other half is diverted to grazing (about 10%) and litter production and decomposition (about 90%). Although at climax phase the detritivore food chain predominates over the herbivore food chain, any perturbation to the ecosystem increases the energy and material flow through the grazing pathway up to 50%. At climax phase leaf litter production is about 10 m tons/ha/year while accumulation 3–4 m tons/ha/year, and wood litter production is about 11 m tons/ha/year while accumulation is 53 m tons/ha/year. Leaf litter production and decomposition are thus important pathways for the rapid recycling of nutrients, while wood litter production and decomposition are slow recycling pathways beffering and complementary to the first. Litter decomposition is generally rapid because of high insolation and rainfall.

Leaf flush in the tropical moist forest ecosystem is a continuous process, occurring at a rate of 2–20% with high peaks during the rainy season. At any one time, 70–90% of trees and 64–86% of species may exhibit leaf flush. Flowering and fruiting are somewhat aseasonal and irregular.

4. Material cycles

Material cycles in the tropical moist forest environment are variable according to the material, but are generally rapid. In the hydrological cycle, a rainfall of 2,400 mm results in a runoff in the drainage system. Usually 80% of stream flow is derived from interflows; however, perturbations of the canopy and ecosystem structure reduce the interflow contribution to 10% and increase surface flows to 50%.

Carbon constitutes 50% of minerals in the litter, amounting to 25-27 m tons/ha. About 40% of this material is in the living biological compartment of the tropical moist forest ecosystem. It is released to the atmosphere in large quantities when the vegetation is burnt as in shifting cultivation, to the extent of potentially affecting climate.

5. The flora

The flora is extremely rich in diversity with several groups having their centres of radiation in South East Asia. In Brunei and Sarawak each, there are about 2000–3000 tree species, with a large number being of economic importance. In Malaya, for example, there are more than 1000 species of economic importance of which about 680 species have timber value. Yet, only 40 species are exploited for timber, 12 species being intensively exploited. In terms of fruit trees, there are about 100 species that are cultivated in Malaya and, yet, another 100 species more are available for potential cultivation. About 10% of the plant species in the tropical moist forest contain secondary metabolites of economic importance such as insecticides, colours, oils, drugs, medicines, saponins and base compounds. All these are important natural resource potentials which should not be lost to posterity through neglect.

6. The fauna

The fauna in the tropical moist forest is also rich in diversity with several groups having their biogeographic centres in South East Asia, and with very few groups known. In Malaya, for example, there are more than 200 species of snakes, 800 species of birds and 200 species of mammals. The invertebrates especially the insects, however, are poorly known although much richer in species diversity. This rich diversity of the fauna is due to its symbiotic association in various ways with the vegetation. In Malaysia, for example, 70% of birds are forest dwellers. Because of the competition for matter and energy at the canopy and the ground layers, the fauna is also vertically stratified into arboreal and terrestrial forms especially mammals, birds and insects and terrestrial forms especially mammals, amphibians, reptiles and insects. In Malaya, for example, about 50% of mammals (excluding the bats) are arboreal while the remainder 50 % is terrestrial, whereas in the temperate regions only 15 % of mammals are arboreal while 77 % are terrestrial. The richness of the arboreal faune is related to the stratification of the canopy, and the richness of plant species with which they are associated.

7. The drainage system

The drainage system in the tropical moist forest ecosystems of South East Asia consists of streams, rivers and swamps. Lakes are few and relatively unimportant. This drainage system depends on material and energy inflows from the catchment basin. They are generally acidic, poorly oxygenated, low in nutrients, high in silicates, and clear or black in colour. They have a low capacity for primary production, and are dependent on the inflow of decomposing organic matter. They thus are heterotrophic and are dominated by a detritivore pathway especially of aquatic insects and fish. The nature of this drainage system changes when the forested land in transformed, resulting in the loss of valuable fish protein sources and of its potential capacity to process organic wastes.

Developmental impacts

Development with its cultural infusion and endogenous production of science and technology in the life-style of the people, is a difficult process in South East Asia because of prevailing complex social conditions:

(a) Large population size
(b) High population growth rates
(c) High population density
(d) Linguistic, cultural and religious diversity
(e) Substantial population of minorities
(f) Variety of colonial experiences
(g) Economic and spatial stratification of racial communities
(h) Low literacy rates
(i) Low levels of urbanisation and industrialisation

Sectoral development in the region raises numerous environmental impacts adversely affecting the quality of life:

1. Mining: Strip clearing of topsoil and forest cover; replacement of fertile lands by sterile tailings; siltation of rivers through effluent discharge; and release of toxic elements.
2. Forestry: Rapic deforestation ($0.3–2.7 \times 10^6$ ha/year in South East Asia) (Table 2); high extraction efficiency (51–62% timber); use of limited variety of species; vast areas damaged during timber harvesting (50–70%); high fuelwood consumption (50%); and poor and slow regeneration of forests.
3. Shifting cultivation: Decreasing fallow periods; and illegal practice by the untrained especially urban population are some environmental impacts of shifting cultivation.

Table 2: Total forest area affected by exploitation during the period 1964–73 (SOMMER 1976)

Subcontinent	Roundwood production 1964 - 73 ($1000m^3$)		Percent of total roundwood production	M^3 roundwood extracted by ha (estimate)	Area affected by exploitation (million ha)
	1964	1973			
East Africa	3,314	4,114	4.0 - 2.8	10	0.4
Central Africa	12,336	15,511	14.8 - 10.4	10	1.5
West Africa	8,542	11,755	10.2 - 7.9	10	1.2
Total Africa	24,192	31,380	29.0 - 21.1		3.3
South America	15,324	22,331	18.4 - 15.0	10 - 30	0.7 - 2.2
Central American/ Caribbean Region	2,111	3,120	2.5 - 2.1	10 - 30	0.1 - 0.3
Total Latin America	17,435	25,451	20.9 - 17.1		0.8 - 2.5
Pacific Region	444	1,227	0.5 - 0.8	30	0.03
Southeast Asia	33,006	80,638	39.5 - 54.2	30 - 80	1.0 - 2.7
South Asia	8,425	9,950	10.1 - 6.7	30	0.3
Total Asia	41,875	91,815	51.1 - 61.8		1.3 - 3.0
Total World	83,502	148,646	100		5.4 - 8.8

4. Agriculture: Extensive transformation of forest land for rural development for the predominantly rural (70%) population; intensive inputs of agro-chemicals in agriculture; and the generation of agro-industrial wastes.
5. Animal husbandry and fisheries: The non-intensive use of land and water resources; and the low level of integrated farming incorporating animal husbandry and aquaculture.
6. Wildlife exploitation: The intensive exploitation of wild animals for non-food uses.
7. Major engineering works: Extensive transformation of forest land for urbanisation and transportation infrastructure; and power generation and water supply.
8. Industrialisation: Extensive transformation of forest lands for ephemeral export-oriented industrialisation and point sources of industrial pollution.

Future prospects

The fragile tropical environment and its resources in South East Asia are threatened by impacts of sectoral development especially when they are not integrated. The quest for a sustainable environment, resource base and lifestyle are dependent on:

(1) Flexible and nationally unique strategies for surmounting the harsh sociobiological conditions for realising global inter-dependence, for inter-sectoral integration and incorporating conservation values into development planning.
(2) Research and education for technical inputs into development planning and strategies.
(3) An understanding of the complex interaction of factors governing resource conservation and transformation, spatial linkages and the distribution of income and privileges among the population in relation to skills, values and life-styles.
(4) A system of indicators sensitive to land and water use especially in the coastal zone.

There is hope for the conservation of tropical forests in South East Asia since the conservation ethic is implicit in the traditional cultures and life-styles of the region.

Zusammenfassung

Die Tropischen Regenwälder Asiens liegen im Südosten des Kontinents und erstrecken sich über eine Fläche von rund 450 Mio Hektar mit einer Bevölkerung von über 250 Mio Menschen und einem Bevölkerungswachstum von jährlich 2,5%. Sie gehören zu den ältesten und biogeographisch artenreichsten Wäldern der Erde.

Ihre Entwicklung vollzog sich unter intensiver nicht-periodischer Sonneneinstrahlung und hohen Monsun-Niederschlägen. Vorherrschend sind Bäume der Familie der Dipterocarpaceen. Die Böden sind alt, verwittert, im allgemeinen nährstoffarm und verstärkt der Erosion ausgesetzt. Aufgrund des harten Konkurrenzkampfes um Nährstoffe und Licht weisen diese Wälder eine ungemein große Artenvielfalt auf. Sie stehen in engster Verbindung mit ihren Entwässerungssystemen.

Rund 40% der tropischen Regenwälder sind durch Abbau von Rohstoffen, Holzgewinnung, Wander-Hackbau, Landwirtschaft, umfangreiche Baumaßnahmen und Industrialisierung zerstört worden. Sie sind ernsthaft bedroht durch Entwicklungsprojekte aufgrund der extremen soziologischen Bedingungen für die Bevölkerung dieser Region. Ihre Zukunft liegt in einem besseren Verständnis des Tropischen Regenwaldes und der Einbeziehung ökologischer Kenntnisse in die Entwicklung, ferner in der vielfältigen sozio-kulturellen Zusammensetzung dieser Region wie auch der verbesserten Abstimmung des Ressourcensystems mit den Bedürfnissen der jeweiligen Bevölkerung.

References

This paper is an overview of a lengthy paper already published, in which data and references may be found:

FURTADO, I. J., 1978: The status and future of the tropical moist forest in South East Asia. – pp. 73–120 in: "Developing economies in South East Asia and the environment." – eds. C. MAC ANDREWS and L. S. CHIA. McGraw-Hill, Singapore

JANZEN, D., 1973: Tropical agroecosystems. – Science, **182**, 1212–1219

SOMMER, A., 1976: "Attempt at a global appraisal of the tropical moist forests – FO/FDT/76/4 – FAO, Rome

WEBB, L. J., 1977: The Dynamics of tropical rainforests. – Forestry Log, **10**, 11–18

Author's address:
Prof. Dr. J. I. Furtado,
Commonwealth Science Council, Marborough House,
Pall-Mall, London, SW1Y 5HX, Great Britain

SPIXIANA	Supplement 10	115–122	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

Die Situation des tropischen Regenwaldes in Afrika

Von **Marcel M. N. Pentang**

Die immergrünen tropischen Regenwälder in Afrika nehmen insgesamt eine Fläche von ca. 216 Millionen Hektar ein, aber nur einige Länder haben eine bedeutende Regenwaldfläche. Die Verteilung der Waldfläche auf die einzelnen Länder wird in Tabelle 1 gezeigt.

Tabelle 1: Schätzung der Verbreitung von tropischen Regenwäldern in einigen afrikanischen Ländern (× 1000 ha)

Land	Fläche	Waldfläche / Landfläche (%)
West Afrika		
Elfenbeinküste	4458	13,82
Ghana	1718	7,20
Guinea	2050	8,59
Bissau-Guinea	660	18,26
Liberia	2000	17,96
Nigeria	5950	6,44
Sierra Leone	740	10,08
Zentral Afrika		
Angola	2900	2,32
Kamerun	17920	37,69
Kongo	21340	62,40
Gabun	20500	76,59
Equatorial Guinea	1295	46,17
Zentralafrika Republik	3590	5,76
Zaire	105750	45,07
Ostafrika u. Madagaskar		
Äthiopien	4350	3,56
Kenia	1105	1,89
Madagaskar	10300	3,16
Somalia	1540	2,41
Tanzania	1440	1,52
Sambia	3010	3,99

Quelle: Les ressources forestières de l'Afrique Tropicale, FAO, Rome (1981) Rapp.Tech.2

Schätzungsweise werden 1,3 Millionen Hektar dieser Waldfläche jedes Jahr vernichtet; das entspricht einem jährlichen Prozentsatz von 0,61%. Das heißt überschlägig, daß in 80 Jahren die Hälfte der heutigen Regenwaldfläche West- und Zentralafrikas verschwunden sein wird.

Die Zeit, die uns zur Verfügung steht, reicht nicht, um die Situation des tropischen Regenwaldes in Afrika angemessen zu behandeln. Wir werden uns daher kurz mit den folgenden Fragen befassen:

- Wie stark wird gerodet?
- Warum wird gerodet?
- Wie weit wird aufgeforstet?
- Welche Probleme entstehen durch die Rodung?
- und welche Strategien oder Maßnahmen stehen zur Abwendung einer Katastrophe zur Verfügung?

1. Wie stark wird der tropische Regenwald gerodet?

(siehe Tab. 2)

Tabelle 2: Durchschnittliche jährliche gerodete Flächen (× 1000 ha)

Land	1976-1980	1981-1985
West Afrika		
Elfenbeinküste	310	290
Ghana	27	22
Guinea	36	36
Bissau-Guinea	15	17
Liberia	41	46
Nigeria	285	300
Sierra Leone	5,8	6
Zentral Afrika		
Angola	40	44
Kamerun	80	80
Kongo	20	20
Gabun	15	15
Equatorial Guinea	2,5	3
Zentralafrika Republik	5	5
Zaire	165	180
Ostafrika u. Madagaskar		
Äthiopien	7	6
Kenia	11	11
Madagaskar	165	150
Somalia	5	4
Tanzania	10	10
Sambia	40	40

Quelle: Les ressources forestières de l'Afrique Tropicale, FAO, Rome (1981) Rapp.Tech.2

Die afrikanischen tropischen Regenwälder werden von den Staaten sehr stark genutzt. Nach einer Untersuchung der FAO aus dem Jahr 1981 werden jährlich 1,32 Millionen Hektar Wald vernichtet oder umgewandelt.

Die Situation ist besonders in Westafrika sehr bedenklich. Dort liegt der jährliche Prozentsatz der Waldzerstörung bei 4,5%. Die Waldbestände der Elfenbeinküste (310000 ha Rodung pro Jahr) und Nigerias (285000 ha Rodung pro Jahr) sind stark bedroht.

In Zentralafrika ist die Situation weniger schlimm; der jährliche Prozentsatz liegt bei 0,2%. Nur Zaire (165 000 ha Rodung pro Jahr) und Kamerun (80 000 ha Rodung pro Jahr) haben noch jährliche Rodungen, die in absoluten Zahlen betrachtet bedeutend sind.

In Ostafrika, außer Madagaskar, werden die Wälder nicht so stark gerodet; der jährliche Prozentsatz ist trotzdem hoch (0,81%), weil die verfügbare Waldfläche relativ gering ist.

In Madagaskar werden 165 000 ha pro Jahr gerodet; das entspricht einem Prozentsatz von 1,6%. Dort soll die Waldrodung in den nächsten 5 Jahren um etwa 10% verringert werden.

2. Warum wird der Wald gerodet?

Es gibt mehrere Gründe warum die Menschen in Afrika den Wald zerstören. Einige sollen hier genannt werden.

2.1 Ackerbau

Wir wissen alle, daß 95% der afrikanischen Länder wenig Industrie besitzen und hauptsächlich von der Landwirtschaft leben. Das Ziel dieser Länder ist es, sich in der nahen Zukunft selbst ernähren zu können. Die Wälder werden daher gerodet, um neue landwirtschaftliche Nutzflächen zu bekommen. Rodungen werden sowohl von großen agroindustriellen Betrieben als auch von den kleinen Bauern durchgeführt. Die großen Betriebe (1000 bis 20 000 ha), die meistens nur eine Frucht anbauen (Kakao, Kaffee, Palmen, Gummibaum, Mais, Reis usw.), werden von den Industriestaaten finanziert. Diese Betriebe führen eine mechanisierte Waldrodung durch; der Wald wird total abgeräumt; dabei werden alle Pflanzen und alle Bäume auf Haufen zusammengeschoben und verbrannt. Der Boden wird je nach den Umständen tiefgegrubbert oder gepflügt und die anzubauende Pflanze angepflanzt oder eingesät. – Die Bauern haben zum Roden nur das Handbeil, das Buschmesser und gegebenenfalls die Motorsäge. Um die Arbeit zu erleichtern, wird ein Feuer angezündet, um alle Gräser, Bäumchen und Bäume zu verbrennen. Dies geschieht normalerweise in der Mitte der Trockenzeit.

Große unverbrannte Bäume werden entweder stehen gelassen oder für andere Zwecke geschlagen. Auf der gebrannten Fläche wird eine Mischkultur (Banane, Mais, Erdnüsse, Casava, Yams usw.) angesetzt. Nach einigen Jahren (3–5) ist die Bodenfruchtbarkeit so gering geworden, daß der Bauer zum Wanderackerbau (shifting cultivation) gezwungen ist. Der alte Acker wird brach liegengelassen und eine neue Waldfläche gerodet. So geht der Wanderackerbau weiter und die gerodete Waldfläche nimmt immer mehr zu.

2.2 Forst- und Holzwirtschaft

Die afrikanischen Länder haben ein erhebliches wirtschaftliches Interesse an der Ausbeutung der Wälder. Die Nutzung zielt auf die Entnahme von Edelhölzern und von anderen nutzbaren Hölzern ab. Hiermit ist meistens eine Mechanisierung der Ernte verbunden.

Ein Teil des Holzes (ca. 50%) wird zu den Industrienationen exportiert; der andere Teil wird im Land verarbeitet und für mehrere Zwecke verwendet. Einige Beispiele aus Kamerun:

- Im Hausbau in den großen Städten und besonders in den kleinen Ortschaften oder Dörfern. – Das Haus eines durchschnittlichen Kameruners, der im Regenwaldgebiet wohnt, besteht zu 90% bis 100% aus Holz.
- In der Möbelherstellung.
- Im Brückenbau. – Etwa 50% der Brücken bestehen aus Holz.
- Bei der Ausrüstung von Lastwagen. Fast alle Lkw werden ohne Wagenwände importiert. Die Wagenwände werden im Land aus Holz gefertigt und auf dem Lkw-Chassis montiert.

2.3 Holznutzung von der Bevölkerung

In den afrikanischen Regenwäldern spielt das Holz eine bedeutende Rolle als Brennstoff bei verschiedenen Aktivitäten, die Energie verbrauchen. 95% bis 98% des häuslichen Energiebedarfs in den ländlichen Gebieten wird durch Holz gedeckt. Der Prozentsatz in den städtischen Gebieten liegt zwischen 60 und 90%.

In den ländlichen Gebieten wird das Holz bis zu einer Entfernung von ca. 5 km direkt vom Wald geholt. In den großen Dörfern (5000 bis 10000 Einwohner) wird der Holzbedarf zum Teil über Verkäufer gedeckt. In den kleinen Städten wird das Brennholz auch verwendet, um den Bedarf von Handwerkern und in halbindustriellen Betrieben zu decken (z. B. Fischräucherei, Erntetrocknung, kleine Restaurants, Schmieden, Bäckerei, Töpferei usw.).

In den Städten wird überwiegend Holzkohle verwendet. Der Bedarf nimmt wegen des mühelosen Verbrauchs weiter zu. Hier wird Holz und Holzkohle auch von privaten oder staatlichen Gemeinschaften im Bauhandwerk und in halbindustriellen Betrieben verwendet.

Nach einer Untersuchung der FAO von 1980 liegt der Feuerholz- und Holzkohle-Bedarf pro Einwohner pro Jahr zwischen 0,75 und 1,4 m^3 in den Städten und zwischen 1,2 und 2,1 m^3 in den ländlichen Gebieten.

2.4 Siedlungsprojekte

Es sind Projekte, die die Aufgabe haben, Leute von den überbevölkerten Gebieten in unbesetzte Regionen umzusiedeln. Diese Experimente werden staatlich, kirchlich oder international finanziert. Dabei werden die Wälder großflächig ohne forstwirtschaftliche Nutzung vernichtet. Die angesiedelte Bevölkerung setzt natürlich Brandrodung und Wanderackerbau fort.

2.5 Viehhaltung

Stallviehhaltung, intensive Milchproduktion und hochwertiges Rassevieh sind in tropischen Ländern nur wenig bekannt. Die Viehhalter folgen meist den Brandrodungssiedlern; die Tiere werden auf den Brachflächen im Freien solange belassen, bis die Futtergräser ausgefressen sind und die Unkräuter überwiegen. Dies dauert etwa 3 bis 5 Jahre, danach wird das Brachland aufgelassen und neues Land in Nutzung genommen.

3. Probleme, die durch die Waldvernichtung entstehen

Die Folgen der Vernichtung tropischer Regenwälder sind vielfältig. Wir werden hier einige erwähnen, die ernst genommen werden sollten. Wir wissen, daß der tropische Regenwald die bedeutendste genetische Ressource der Welt ist, denn dieser Lebensraum beherbergt ca. die Hälfte aller Arten von Lebewesen. Die Waldrodung verursacht einen unersetzlichen Verlust dieser Ressourcen, den kein Netz von Genbanken ausgleichen kann.

Ein natürlicher Urwaldbestand, in dem keine Eingriffe des Menschen erfolgen, ist ein in sich geschlossenes System, das den Boden mit umfaßt und das sich in einem dynamischen Gleichgewicht befindet. Die Nährstoffe werden durch die Pflanzen aus dem Boden aufgenommen und wieder durch die absterbenden Teile dem Boden zurückgegeben. Es findet ein ständiger Kreislauf statt. Je mehr die klimatischen Verhältnisse die Mineralisierung der toten Pflanzenteile im Boden begünstigen, desto rascher stehen die darin enthaltenen Nährstoffe den lebenden Pflanzen wieder zur Verfügung. Die Üppigkeit des tropischen Regenwaldes ist kein Anzeichen für große Bodenfruchtbarkeit. Wenn der Urwald gerodet und das Holz verbrannt wird, tritt eine plötzliche Mineralisierung des gesamten Nährstoffkapitals ein. Auf gerodeten Flächen sind keine Pflanzen, deren Wurzeln die Nährstoffe aufnehmen könnten. Sie werden deshalb durch die Niederschläge ausgewaschen. Die Auswirkungen dieser Erosion sind, besonders an hängigen Gebieten, gewaltig. Eine Ernte der dringend benötigten Nah-

rungsmittel auf den gerodeten Flächen ist im Gegensatz zu den gemäßigten Zonen meist nur kurzzeitig und kleinräumig, nicht aber in dem erforderlichen Umfang langfristig und großflächig möglich.

Ernstzunehmende Anzeichen sprechen dafür, daß großflächige Regenwaldvernichtungen globale Folgen für Wetter und Klima bewirken. Sie werden in menschlichen Lebensspannen nicht wieder rückgängig zu machen sein.

Bei vollständiger Nutzung des Holzvorrats kann irreversible Schädigung bis zur vollständigen Zerstörung der Funktionsfähigkeit des tropischen Regenwald-Ökosystems eintreten,

- wenn die Nutzung auf Standorte und Waldtypen ausgedehnt wird, die von Natur aus eine geringe Belastungs- und Regenerierfähigkeit haben,
- wenn durch Anwendung unangepaßter Technologie wie rücksichtslosem Maschineneinsatz, bei Bestellung und Ernte der Anteil zerstörter Bodenflächen über 10–20 % der Gesamtfläche ansteigt
- und wenn das Brennen wiederholt wird.

Durch die Waldvernichtung wird das für die Bevölkerung notwendige Feuer- und Bauholz immer seltener.

Die gegenwärtige Waldvernichtungsrate verläuft hundert- bis tausendfach schneller als die Erneuerungsrate. Bei Fortführung dieser Trends wird es zur Jahrtausendwende kaum noch ein Drittel des ursprünglichen Regenwaldbestandes geben. In vielen Gebieten wird er unwiderbringlich ganz verloren sein.

4. Walderneuerung

Die Aktivitäten mehrerer afrikanischer Forstinstitute wurden zwischen 1958 und 1963 reduziert, da in diesem Zeitraum viele Länder unabhängig geworden sind. Danach haben die Industrienationen durch Finanzierung den Afrikanern zum Teil geholfen, die Walderneuerung wieder voran zu bringen.

Die Tabelle 3 aus einer FAO-Studie (1981) zeigt die Entwicklung der von 1940 bis 1980 angepflanzten Flächen. Man sieht, daß die jährlichen Pflanzungen immer zugenommen haben.

Tabelle 3: Zustand der angepflanzten Flächen in 1980 (× 1000 ha)

Zeitraum	Industrielle Plantage	Nichtindustrielle Plantage	Total	jährliche Aufforstung
vor 1940	15,2	29,4	44,6	
1940-1960	181,9	211,8	393,7	20
1961-1975	536,6	339,2	875,8	58
1976-1980	262,2	202,9	465,1	93
Total bei 1980	995,9	783,3	1.779,2	

Quelle: Les ressources forestières de l'Afrique Tropicale, FAO, Rome (1981) Rapp.Tech.2

75 % der industriellen Plantagen von Laubbäumen von 1960 bis 1980 sind hauptsächlich von fünf Ländern durchgeführt worden. Es sind:

Elfenbeinküste	(360 000 ha)
Ghana	(220 000 ha)
Nigeria	(135 000 ha)
Angola	(45 000 ha)
Sudan	(33 000 ha)

80% der von 1960 bis 1980 angelegten Nadelbaum-Plantagen gehören sechs Ländern. Es sind:

Kenia	(95 000 ha)
Tanzania	(51 000 ha)
Sambia	(23 000 ha)
Malawi	(61 000 ha)
Zimbabwe	(20 000 ha)
Madagaskar	(100 000 ha)

Die Tabelle 4 gibt eine Abschätzung der Laub- und Nadelbaumplantagen von 1981 bis 1985.

Tabelle 4: Abschätzung der Aufforstungsflächen von 1981 bis 1985. (× 1000 ha)

Land	Fläche
West Afrika	
Elfenbeinküste	30
Ghana	9,2
Guinea	0,85
Bissau-Guinea	0,5
Liberia	10
Nigeria	129
Sierra Leone	1,4
Zentral Afrika	
Angola	14
Kamerun	7
Kongo	1,1
Gabun	5
Equatorial Guinea	-
Zentralafrika Republik	-
Zaire	2,2
Ostafrika u. Madagaskar	
Äthiopien	50
Kenia	50
Madagaskar	60
Somalia	7,5
Tanzania	42,65
Sambia	12,3

Quelle: Les ressources forestières de l'Afrique Tropicale, FAO, Rome (1981) Rapp.Tech.2

5. Strategie

Für die Länder, in denen die tropischen Regenwälder liegen, ist die Forstwirtschaft genau so wichtig wie die Landwirtschaft. Um die nutzbare landwirtschaftliche Fläche zu bekommen, muß ein Teil des Regenwaldes gerodet werden. Die Kenntnisse über die Möglichkeiten zur Regeneration degradierter Böden tropischer Regenwaldzonen sind jedoch unzureichend. Man müßte hier einen Kompromiß finden, um die Nachteile der Waldrodung zu mindern.

Wir haben gesehen, daß mehrere afrikanische Staaten versuchen, die Wälder durch Aufforstung zu erneuern. Dazu werden auch einige Maßnahmen beziehungsweise Versuche durchgeführt, bei denen Bäume und Agrarkulturen in Verbindung angepflanzt werden, z. B.:

In West-Nigeria werden *Leucaena (leucocephala)* in Kakao- und Kaffeeplantagen als Schattenbäume angepflanzt. Daneben werden auch *Tectonia, Cassia siamea* und andere Bäume in Verbindung mit Nahrungskulturen angepflanzt.

In Mayombe (Kongo) wird *Terminalia superba* in Verbindung mit Kakao-und Bananenplantagen angepflanzt.

In der Universität von Kumasi (Ghana) werden Versuche durchgeführt, um interessante Kombinationen von Bäumen und Agrarkulturen zu finden.

Bei der Waldrodung für die Kakao- und Kaffeeplantagen in Kamerun werden im allgemeinen 30 bis 50% der Bäume als Schattenbäume stehengelassen. Einige Versuche werden durchgeführt, um alle möglichen Verbindungen zwischen Leguminosenbäumen und Nahrungskulturen zu finden.

Generell kann man die folgenden Maßnahmen anführen, durch die die Konsequenzen einer Waldausbeutung oder -vernichtung vermieden bzw. vermindert werden können. Es sind:

- Durchführung einer angepaßten Agrarverfassung (Bodenrecht, Handel mit landwirtschaftlich genutzten Flächen etc.), die langfristige Produktionssysteme gewährleistet und zu bodenständigen Betrieben führt.
- Sorgfältige Planung und Durchführung der Ernte, waldbauliche Behandlung des verbleibenden Bestandes und Anpflanzung von Baumarten, die an den Standort ökologisch angepaßt sind.
- Entwicklung der Anbautechnik für schnellwachsende Holzarten zur Erzeugung von Brennholz, Zellulose etc.
- Eine Totalrodung auf hängigen Geländen grundsätzlich zu verbieten.
- In den Teilen einer neuen Nutzungsfläche im Regenwald, in denen nach gründlicher Boden- und Waldanalyse eine Totalrodung vertretbar erscheint, sollten zunächst wirklich alle irgendwie nutzbaren Holzarten herausgeschlagen und als Nutzholz verwertet werden. Die übrigen Hölzer sollten nicht an Ort und Stelle verbrannt werden, sondern vorher auf bestimmte Stellen zusammengeräumt werden, um den Brandschaden auf möglichst kleine Bodenflächen zu reduzieren. Ferner sollten bei der Rodung einzelne hohe Bäume bestimmter Spezies als Stützpunkte von insektenfressenden Vögeln und anderen Tieren stehengelassen werden. Die kahlen Flächen sollten nie mehr als 250 m vom nächsten Naturwaldgürtel entfernt sein, der wiederum zwischen den einzelnen Rodungen in 20–100 m Breite ungestört erhalten werden sollte.
  Unmittelbar nach der Rodung müßten die Kulturen (jährliche Nahrungskulturen oder Dauerkulturen) angesetzt werden und je nach Umständen eine bodendeckende Unterkultur (vor allem Leguminosen) angelegt werden, um den Schaden durch starke Sonneneinstrahlung, ungebremste Niederschläge und folgende Bodenerosion auf ein Minimum zu reduzieren.
- Entwicklung von Alternativen für Kleinbauern, um Brandrodungen zu verhindern.
- Bewußtseinsbildung und Information über Situation und Wert des tropischen Regenwaldes auf allen Ebenen.

Zum Schluß kann man sagen, daß die Verantwortung für die tropischen Regenwälder nicht nur bei den Ländern liegt, in denen sie wachsen. Die Länder der gemäßigten Zone sollten dabei helfen, diese wichtigen natürlichen Ressourcen zu schonen. Ihr Einfluß kann unter anderem durch folgende Maßnahmen realisiert werden:

- Keine Finanzierung von Projekten, bei denen natürliche Waldbestände total gerodet werden sollen.
- Verstärkte Unterstützung standortgemäßer Waldbewirtschaftung mit Nutzungsformen, welche den Wald in der Substanz erhalten.
- Unterstützung beim Aufbau nationaler Forstverwaltungen und bei der Forstgesetzgebung.
- Aufbau und Unterstützung von forstlichen Forschungseinrichtungen.

- Förderung der plantagenmäßigen Erzeugung von Nutz- und Brennholz zur Schonung der noch natürlichen Regenwälder.
- Steuerung der Entwicklungshilfe nach Maßstäben, die auch die ökologischen Auswirkungen der Projekte berücksichtigen.

Durch gemeinsames Handeln der Länder der gemäßigten Zone und der tropischen Länder können die tropischen Regenwälder als gemeinsames Erbe der Menschheit langfristig besser geschützt und bewirtschaftet werden.

Anschrift des Autors:
Marcel M. N. Pentang,
B. P. 1040, Yaounde, Cameroun

SPIXIANA	Supplement 10	123–129	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

Zur Situation des Entwaldungsprozesses in den amerikanischen Tropen

Von **Ernesto Medina**, Venezuela

1. Einleitung

Die ökologische und soziale Bedeutung der ausgedehnten Zerstörung tropischer Regenwälder ist in den letzten 10 Jahren mit relativem Erfolg auf die internationale Bühne gebracht worden. Dies ist das Ergebnis der Arbeit vieler internationaler Organisationen wie z. B. die Internationale Vereinigung zum Schutz der Natur (IUCN) und das Programm „Der Mensch und die Biosphaere" (MAB) der UNESCO. Die Voraussetzungen dafür wurden von einer großen Anzahl von Ökologen, Geographen, Biologen, Umweltschutz-Wissenschaftlern geschaffen, die von ihren langjährigen Untersuchungen und Beobachtungen über die Gefahr einer umfangreichen Zerstörung der tropischen Wälder überzeugend berichtet haben.

Die Wälder der amerikanischen Tropen stellen, vor allem im Amazonas-Becken, den größten übriggebliebenen Anteil tropischer Feuchtwälder dar. In der Tat befinden sich dort etwa 57% der gesamten Fläche, die bei der letzten Aufnahme durch die FAO als natürlich dicht geschlossener Wald festgestellt wurde (Tabelle 1). Dies gilt auch für die Fläche der Wälder, die als verhältnismäßig unberührt betrachtet werden können, da 67% dieser Wälder hauptsächlich im tropischen Süd-Amerika zu finden sind.

Tab. 1: Gesamtfläche der natürlichen Waldvegetation und Anteil der Wälder die als unberührt betrachtet werden oder in welchen die Ausnutzung aus topographischen oder gesetzlichen Gründen eingeschränkt ist (Lage 1980, FAO-Bericht, LANLY 1982). Fläche in Mio. km².

	Gesamt	%	unberührt	%	eingeschrt.	%
Tropisches Amerika (23 Länder)	6,78	57	4,54	67	1,57	50
Tropisches Afrika (37 Länder)	2,16	18	1,18	18	0,53	17
Tropisches Asien (16 Länder)	3,05	25	1,01	15	1,04	33
	11,99	100	6,73	100	3,14	100

Die ökologische Bedeutung der extensiven Entwaldung tropischer Gebiete ist in den letzten Jahren mehr oder weniger klar geworden, vor allem was die Gefahr der Ausrottung von Arten betrifft. Ausführliche Diskussionen sind von mehreren internationalen Organisationen veröffentlicht worden (FARNWORTH & GOLLEY 1973; MYERS 1980; NATIONAL RESEARCH COUNCIL 1980). Man ist sich darüber einig, daß die Erfassung tropischer Arten beschleunigt werden muß, um wenigstens erst einmal eine vollständige Liste aufstellen zu können, und so auch die noch unbekannten Arten, die schon vom Aussterben bedroht sind, zu identifizieren. Diese Arbeit ist schon ein schwieriges Unternehmen, da man annimmt, daß bisher nur etwa ein Sechstel der tatsächlich hier vorhandenen Organismen der Wissenschaft bekannt geworden ist. Man darf voraussetzen, daß unter den unbekannten viele sind, die für die Menschheit von großem Nutzen sein könnten, vor allem, wenn wir an mögliche Gewinnung neuer Arzneimittel (eventuell auch zur Krebs-Behandlung) oder an die Züchtung neuer Futterpflanzen denken. Es ist ferner zu erwarten, daß das Studium der biologischen Wechselbeziehungen einen wesentlichen Beitrag zum Verständnis der Evolutionsmechanismen zu leisten vermag. Alle diese Aspekte sind

mehr oder weniger in den Neotropen aufgegriffen worden, wenngleich die Projekte immer an Finanzierungs- und Personalmangel litten und leiden.

Noch dringender erscheint die Abschätzung der ökologischen Konsequenzen, die sich nicht nur auf lokaler oder regionaler Ebene auswirken werden. Es sind dies die zu erwartenden Änderungen im Wasser- und Kohlenstoff-Kreislauf, die weltweite klimatische Störungen mit sich bringen dürften. Ich beziehe mich hier auf die in der letzten Zeit heftig diskutierten potentiellen Veränderungen hinsichtlich der Menge und Verteilung der Niederschläge innerhalb des Amazonasbeckens und auf den vermuteten Einfluß der weitgehenden Zerstörung tropischer Wälder auf die Gleichgewichtskonzentration von Kohlensäure in der Atmosphäre. Die beiden Argumente verdienen eine eingehendere Beachtung in Anbetracht der globalen Natur der Prozesse. Um eine richtige Antwort auf die tatsächliche Ausweitung dieser Prozesse zu erhalten, ist es unbedingt notwendig, mit Modellen von globalem Maßstab zu arbeiten, aber ihre Aussagegültigkeit hängt von der Genauigkeit der Bestimmung der Einschlagrate ab.

In diesem Beitrag will ich zuerst kurz die Wechselbeziehungen zwischen Entwaldung und potentiellen klimatischen Änderungen analysieren, vor allem die Frage, ob die tropischen Regenwälder als Quelle atmosphärischer Kohlensäure zu betrachten sind oder ob sie den CO_2-Gehalt der Atmosphäre reduzieren. Anschließend wird der jetzige Stand der Waldzerstörung bzw. -umwandlung im tropischen Amerika dargestellt.

2. Niederschlag und Wasserkreislauf in tropischen Regenwäldern

Bei sehr ausgedehnten nicht unterbrochenen Vegetationsdecken besteht ein teilweise geschlossener Wasserkreislauf. Der Niederschlag verdunstet wieder innerhalb der selben Region, hauptsächlich durch die Transpiration der Pflanzendecke. Im Amazonasbecken besteht eine gewissermaßen regelmäßige Verteilung des Niederschlages als Folge der dominierenden Passatwinde, die aus dem Nordosten Feuchtigkeit vom Atlantischen Ozean in den Kontinent hineinbringen. Bei diesen Verhältnissen ist anzunehmen, daß das verdunstete Wasser einer gewissen Region weiter in das Land hineingetragen wird, bis es wieder abregnet. Dieses vereinfachte Modell (Salati et al. 1978) könnte provisorisch zur Analyse des Wasserkreislaufes dienen. Das Problem besteht jedoch in der Messung der Wassermenge, die durch die Transpiration des Waldes zum Gesamtniederschlag beigetragen wird. Dies wurde mit traditionellen meterologischen Methoden angegangen (Radiosonde, vertikale Profile von Wind und Feuchtigkeit), aber auch unter Verwendung von Isotopen (Salati et al. 1978, 1983). Dabei haben die Verfasser das Verhältnis der Sauerstoff- und Wasserstoffisotope im Niederschlag gemessen und mit dem Verhältnis im Meereswasser verglichen. Auf diese Weise stellten sie fest, daß der Niederschlag fortschreitend an den schweren Isotopen verarmt, da die feuchten Luftmassen vom Ozean in den Kontinent hineintransportiert werden. Der Grund dafür ist der Beitrag der Transpiration des Waldes zum Gesamtniederschlag, den die Verfasser um 50% schätzen. Es ist leicht zu verstehen, welche die potentiellen Konsequenzen für die Niederschlagsverteilung im Amazonasbecken wären, wenn dieses Modell stimmt. Die Verhältnisse sind aber nicht so einfach und das Modell braucht weitere Verfeinerungen, um die tatsächlichen Wald-Niederschlag-Wechselbeziehungen zu verstehen. Das Hauptproblem besteht darin, daß die neuen Erkenntnisse, die von LANDSAT-Bildern entnommen sind, eine nicht neutrale Rolle des Amazonasbeckens bei der Entstehung des Wetters zu beweisen scheinen. Vor allem haben diese Bilder keine nord-südliche Verschiebung von Luftmassen gezeigt (Salati et al. 1983).

Nach dem Kahlschlag und besonders nach der Bearbeitung mit schweren Maschinen, ändert sich grundsätzlich die Bodenpermeabilität für eindringendes Wasser. Dies bedeutet, daß ein großer Anteil des Niederschlages oberflächlich abfließt und damit weniger Wasser für Verdunstung verbleibt. Die abfließende Wassermenge nimmt sogar entsprechend zu. Diese beiden Effekte haben wahrscheinlich einen größeren Einfluß auf die Niederschlagsverteilung als die Verminderung der Transpirationskapazität der Pflanzendecke.

Die Verringerung der Niederschlagsmenge in dem riesigen Becken könnte auch eine starke Reduktion der Wolkenbildung mit sich bringen und damit eine bedeutende Zunahme der Sonneneinstrahlung, die nun die Bodenoberfläche erreichen kann. Die Konsequenzen könnten von weltweitem Ausmaß sein, da die tropische Waldfläche im äquatorialen Gürtel so groß ist, daß Änderungen in der gesamten Wärmebilanz der Atmosphäre eintreten dürften.

Alle diese Effekte hängen davon ab, daß keine sekundäre Sukzession stattfindet, aber man darf nicht vergessen, daß in den Tropen durch diesen Prozeß sich sehr schnell sekundäre Wälder entwickeln können.

In diesem Zusammenhang muß man anmerken, daß die Fähigkeit des Waldes zur Wiederherstellung einer geschlossenen Baumdecke von der Intensität der Störung abhängig ist (Uhl 1982). Jene Arten, die bei einer relativ schwachen Störung des Waldes vernarbend wirken, wie beim natürlichen Ausfall einer Baumgruppe, stammen hauptsächlich von im Boden liegenden Samen, aber auch von Samen aus dem nahe stehenden Wald. Wenn die Störungen einen größeren Umfang haben, wie bei Kahlschlag und Abbrennen von Flächen über etliche Hektar, die anschließend für landwirtschaftliche Zwecke genutzt werden, dann geht die Regenerationsfähigkeit des Urwaldes völlig verloren. Die Sukzession findet durch Samentransport von anderen gestörten Plätzen statt und dies hauptsächlich durch Arten mit kleineren Samen, die durch Wind verbreitet werden können. Diese Arten besitzen eine relativ große Konkurrenzfähigkeit und zeigen eine gewisse Toleranz gegenüber nährstoffarmen Böden.

3. Entwaldung und CO_2-Konzentration in der Atmosphäre

Das Problem der CO_2-Konzentration in der Atmosphäre kann folgendermaßen zusammengefaßt werden (Bolin et al. 1979): Seit dem vorigen Jahrhundert, besonders aber nach 1958, als mit genauen Messungen der CO_2-Konzentration in der Luft begonnen wurde, ist eine stetige Zunahme dieser beobachtet worden. Als Ursachen dafür sind hauptsächlich die beträchtlichen Mengen von Kohle und Erdöl, die infolge der Industrialisierung der nördlichen Hemisphäre verbrannt worden sind, sowie die ständige Verminderung der Waldflächen der Welt und die weitgehende Verbrennung oder Zersetzung ihrer Biomasse auf Grund des wachsenden Bevölkerungsdrucks zu nennen. Heute befindet sich das Gebiet mit der umfassendsten Zerstörung der Wälder in den Tropen. Die Menge von Brennstoffen, die seit Beginn der Industrialisierung in CO_2 umgewandelt worden ist, läßt sich mit relativer Genauigkeit kalkulieren. In den siebziger Jahren z. B. wurde die Kohlenstoffnachlieferung in die Atmosphäre aus fossilen Brennstoffen in Höhe von 5 Gigatonnen Kohlenstoff/Jahr (5×10^{15} g C) angegeben (Freyer 1979). Viel schwieriger ist die Berechnung der Menge von CO_2, die durch die Zerstörung und Verbrennung der Waldbiomasse entsteht. Mehrere Autoren haben diese Menge auf etwa 2,5 Gigatonnen Kohlenstoff/Jahr ($2{,}5 \times 10^{15}$ g C) geschätzt, aber die verschiedenen Berechnungen variieren zwischen 0,4 bis 20 Gigatonnen (Hampicke 1979). Bei allen diesen Kalkulationen bleibt immer noch unklar, warum die Erhöhung der CO_2-Konzentration nicht mit den Mengen übereinstimmt, die in die Atmosphäre vermutlich freigesetzt worden sind (s. z. B. Broecker 1979). Die Antwort liegt wahrscheinlich in der photosynthetischen Aktivität der Wälder (sowohl primärer als sekundärer Wälder), die etwa 50% des freigesetzten CO_2 wieder aufgenommen haben sollen. Es gibt aber schwerwiegende Argumente dagegen (z. B. Hambpicke 1979), und es sieht so aus, als ob die Hauptschwierigkeit bei der Abschätzung der tatsächlichen Entwaldung in den Tropen liegt. Andererseits wird heutzutage sogar das angenommene Gleichgewicht zwischen Aufnahme und Abgabe von CO_2 durch ungestörte Wälder in Frage gestellt (Lugo 1980).

4. Zustand der tropischen Wälder in Lateinamerika

Wie wir gesehen haben, ist die möglichst genaue Abschätzung der Einschlagrate in den Tropen für alle Modelle des Wasser- und Kohlenstoffkreislaufs der Erde absolut notwendig. Die Schwierigkeiten,

die für dieses Unternehmen überwunden werden müssen, sind sehr unterschiedlich. Die wichtigsten sind wahrscheinlich die Klassifikation der tropischen Waldtypen, die zerstreute Information über den Zustand des Waldes in den Tropen und schließlich, daß die Konzepte für Entwaldung, bzw. Umwandlung eines Waldes verschieden sein können. Für einige Autoren ist die Umwandlung der tropischen Wälder nur diejenige, die durch völliges Waldabschlagen verursacht wird, aber die Ausnutzung des Waldes, wie z. B. selektives Fällen wertvoller Arten und die forstliche Behandlung der Wälder wird nicht als Entwaldung, sondern als Nutzung produktiver Wälder betrachtet. Andere Autoren nehmen an, daß jede forstliche Behandlung des Waldes eine ökologisch bedeutende Umwandlung desselben mit sich bringt. Die Zahlenangaben für beide Störungstypen sind oft vermischt worden, was große Verwirrungen verursacht hat (s. Lanly 1981; Lugo & Brown 1982; Woodwell et al. 1978). Als Folge dieser uneinheitlichen Bewertung werden Einschlagsraten zwischen 100000 und 300000 km² angegeben (Hampicke 1979; Myers 1980). Außerdem ist der Prozentsatz des natürlichen Waldes, der jährlich zerstört oder modifiziert wird, von Land zu Land sehr unterschiedlich (siehe u. a. Fearnside [1982] und Salati und Vose [1983] für Brasilien, Hamilton [1976] für Venezuela, Tossi [1980] für Costa Rica und Lugo (1980) für Puerto Rico]). Das Erscheinen des FAO-Berichtes über die Lage der tropischen Wälder (Lanly 1981, 1982) hat diese Situation wesentlich geändert. In diesem Bericht werden die Wälder grundsätzlich als dicht geschlossene Bestände beschrieben und die Kategorien „feucht, trocken, laubabwerfend oder immergrün" zusammengefaßt. Außerdem werden die Wälder in produktive und nicht produktive Typen unterteilt. Die letzteren sind jene Wälder, in denen die industrielle Holzproduktion wegen topographischer oder gesetzlicher Bedingungen eingeschränkt ist. Sehr wichtig sind die Zahlen für jene Flächen, die sich in sekundärer Sukzession befinden, weil diese Flächen wachsende Wälder darstellen, die für den Kohlenstoffkreislauf maßgebend sein könnten.

Die größte Fläche von tropischen Wäldern in Amerika befindet sich zweifellos in Brasilien. In diesem Land allein liegen 53% der gesamten Waldfläche und 58% der produktiven Wälder des tropischen Amerika (Tabelle 2). Bemerkenswert ist, daß über 1 Million km² als Sekundärwälder betrachtet werden.

Tab. 2: Ausdehnung der natürlichen Waldvegetation in den amerikanischen Tropen für 1980 (mit Daten aus Lanly 1981). Flächen in Tausenden von km².

	Produktiv			Unproduktiv	Gesamt	Sekundäre
	Urwald	Ausgenutzt	%		Fläche	Sukzession
Bolivien	177,6	120,9	41	141,6	440,1	11,0
Brasilien	2.889,1	120,0	4	565,7	3.574,8	464,2
Colombien	386,0	9,0	2	69,0	464,0	85,0
Ecuador	108,1	1,1	1	33,3	142,5	23,5
Paraguay	5,6	24,8	81	10,3	40,7	32,7
Peru	375,0	60,0	14	261,8	696,8	53,5
Venezuela	76,0	116,1	60	126,6	318,7	106,5
	4.017,4	451,9	10	1.208,4	5.677,6	776,4
Gesamttropisches Amerika (23 Länder)						
	4.545,1	666,2	13	1.570,0	6.786,5	1.086,1

In Lateinamerika werden etwa 13% der gesamten produktiven Wälder schon genutzt, allerdings ohne regelrechte forstliche Behandlung. Länder wie Bolivien, Venezuela und Paraguay zeigen, daß ein hoher Anteil der produktiven Wälder schon ausgebeutet wird und dort ist die Gefahr einer unwiederbringlichen Zerstörung aufgrund des Fehlens eines forstlichen Nutzungsprogramms besonders groß.

Die bedeutendsten gesetzlich geschützten Waldflächen befinden sich im tropischen Südamerika (etwa 13000 km²), von denen über 70% zu Brasilien und Venezuela gehören. Venezuela hat 14% seiner Waldfläche gesetzlich geschützt, was eine starke Einschränkung für die weitere Zerstörung wichtiger Waldtypen darstellt. In dieser Hinsicht scheint die Lage in Paraguay, Ecuador und Peru dagegen besonders gefährlich (Tabelle 3).

Tab. 3: Fläche der gesetzlich geschützten Wälder 1980 in den süd-amerikanischen Tropen (mit Daten aus LANLY 1981). Flächen in Tausenden km².

Land	Gesamt-Wald-Fläche	Geschützte Fläche	%
Bolivia	440,1	---	--
Brasil	3.574,8	4,65	1,3
Colombia	464,0	2,28	4,9
Ecuador	142,5	0,35	2,5
Paraguay	40,7	0,09	2,2
Peru	696,8	0,85	1,2
Venezuela	318,7	4,50	14,0

Tab. 4: Einschlagsraten in den amerikanischen Tropen zwischen 1976 und 1985 (mit Daten aus LANLY 1981). Flächen in Tausenden km²/Jahr.

Gebiet	Rate 1976-80	Projektion 1981-85
Mexico	5,3	5,95
Zentral Amerika u. Karibische Inseln	4,0	4,26
Tropisches Süd-Amerika	31,89	33,18
Gesamt	41,19	43,39

Einer der wichtigsten Teile des FAO-Berichtes ist die Bestimmung der Einschlagraten in 23 Ländern im tropischen Amerika (Tabelle 4). Ich habe die Zahlen in drei Gruppen zusammengestellt: Mexiko, Zentral-Amerika und die karibischen Inseln und das tropische Südamerika. Die Zahlen zeigen wieder, daß die größte Entwaldungsaktivität in Südamerika stattfindet. Dort werden über dreißigtausend km² jährlich kahl geschlagen, vor allem für landwirtschaftliche Zwecke. Insgesamt werden einundvierzigtausend km² von dicht geschlossenen Wäldern jährlich abgeholzt. Diese Zahlen sind sehr hoch, obwohl sie nur diejenigen Flächen einschließen, die völlig umgewandelt werden. Wie früher schon hervorgehoben, werden die Regenerationsmechanismen des natürlichen Waldes, je nach der Ausdehnung der Fläche, die abgeschlagen wird, gestört. Ausgedehnte Flächen, die mit Bulldozern bearbeitet werden, verlieren ihre Regenerationsfähigkeit und werden in arme Grasländer verwandelt. Dieses Phänomen ist schon im brasilianischen Amazonas-Gebiet dokumentiert worden (STERNBERG 1973).

Für die Periode 1981–85 wird ein kleiner Zuwachs der Einschlagsrate erwartet, hauptsächlich im tropischen Südamerika. Bemerkenswert in dem Entwaldungsprozeß im tropischen Amerika ist die Tatsache, daß etwa 30% der jährlich zerstörten Wälder Urwälder sind, die vorher nicht genutzt wurden. Sehr ernst ist die Lage der südamerikanischen Koniferenwälder, der Araucaria-Wälder in Südbrasilien und der Podocarpus-Wälder in Peru, weil sie eine schlechte natürliche Regeneration zeigen. Auch diejenigen Laubwälder mit ausgesprochener Dominanz von wertvollen Hölzern sind sehr stark angegriffen worden; Beispiele sind die Wälder von *Prionia copaifera* in Panama und Colombia und von *Campnospermum panamensis* in Panama. Diese Wälder sind von hohem forstwirtschaftlichen Wert und es wird dringend ein forstliches Programm benötigt, um eine wirtschaftliche Produktion für längere Zeit zu ermöglichen und die Erhaltung repräsentativer Flächen zu gewährleisten. Es sei an dieser Stelle betont, daß die Entwicklung der wissenschaftlichen Forstwirtschaft immer noch als Priorität in den amerikanischen Tropen angesehen werden muß.

Seit den sechziger Jahren ist die Aktivität der Aufforstung mit eingeführten Baumarten *(Pinus caribaea, Gmelina arborea, Eucalyptus globulus)* stark angestiegen. Diese Aufforstungen haben die Holzproduktion für industrielle Zwecke zum Ziel, vor allem in Brasilien und Venezuela. Ein Vergleich zwischen den Einschlags- und Aufforstungsraten in ausgewählten amerikanischen Ländern ist in Tabelle 5 angegeben. In Süd-Brasilien wird für je 3–4 Hektar tropischen geschlossenen Waldes, die im Amazonasbecken abgefällt werden, ungefähr 1 Hektar aufgeforstet. Das Verhältnis ist in den anderen Ländern noch schlechter, mit Ausnahme von Kuba. In diesem Land ist der Wanderackerbau praktisch verschwunden und die meisten verlassenen Flächen werden intensiv forstwirtschaftlich behandelt.

Tab. 5: Vergleich zwischen Einschlags- und Aufforstungsraten in den ausgewählten tropischen amerikanischen Ländern für die Periode 1976–80 (mit Daten aus LANLY 1981).

Land	Einschlagsrate km^2/Jahr	Aufforstungsrate km^2/Jahr
Mexico	5.300	172
Kuba	20	110
Venezuela	1.250	139
Brasilien	14.800	3.460

Zusammenfassend muß festgestellt werden, daß die Einschlagsrate im tropischen Amerika ausgesprochen groß ist und daß praktisch kein umfassendes forstliches Programm vorangetrieben wird, welches eine Rationalisierung der Waldnutzung mit sich bringen würde. Es ist offensichtlich, daß auf lange Sicht die Erhaltung beträchtlicher ungestörter Flächen tropischen Regenwaldes von der weitgehenden Entwicklung von Forsten abhängig ist. Dafür aber ist es notwendig, die internationale Zusammenarbeit zu verstärken, um Nutzungsalternativen durch Forschung und fachmännisches Training, aber auch durch finanziellen Beistand und Beratung zu erreichen.

5. Literatur

BOLIN, B., E. T. DEGENS, P. DUVIGNEAUD u. S. KEMPE 1979: The global biogeochemical carbon cycle. In: BOLIN, B., E. T. DEGENS, S. KEMPE u. T. KETNER (eds): The global carbon cycle pp. 1–53. SCOPE 13. John Wiley and Sons. Chichester, Great Britain.

BROECKER, W. S., T. TAKAHASHI, H. SIMPSON u. T. H. PENG 1979: Fate of fossil fuel carbon dioxide and the global carbon budget. – Science **206:** 409–418

FARNWORTH, E. G. u. F. B. GOLLEY (eds) 1973: Fragile ecosystems. – Springer Verlag, New York.

FEARNSIDE, P. M. 1982: Deforestation in the Brazilian Amazon: how fast is it occurring? – Interciencia **7:** 82–88

FREYER, H.-D. 1979: Variations in the atmospheric carbon content. – In: BOLIN et al. (eds.) The global carbon cycle, pp. 79–99. John Wiley and Sons, Chichester.

HAMILTON, L. S. 1976: Tropical rainforest use and preservation: a study of problems and practices in Venezuela. – Sierra Club Publication, Office of International Environment Affairs, International Series No. 4, California, USA.

HAMPICKE, U. 1979: Net transfer of carbon between the land biota and the atmosphere, induced by man. – In: BOLIN et al. The global carbon cycle, pp. 219–236

HOLDRIDGE, L. 1980: A new look at atmospheric carbon dioxide. – In: BROWN, S., A. E. LUGO u. B. LIEGEL (eds): The role of tropical forest on the world carbon cycle, pp. 19–29. U. S. Dept. of Energy. CONF-800350. Nat. Tech. Inf. Serv., Springfield, USA.

LANLY, J. P. 1981: Los recursos forestales de la America Tropical. Proyecto de Evaluacion de los recursos forestales tropicales. – UN 32/6. 1301-78-04. FAO, Roma.

LANLY, J. P. 1982: Los recursos forestales tropicales. Organizacion de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentacion FAO, Roma.

LUGO, A. E. 1980: Are tropical forests ecosystems sources or sinks of carbon? – In: BROWN, S., A. E. LUGO u. B. LIEGEL (eds): The role of tropical forests in the world carbon cycle, oo. 1–18. U. S. Department of Energy. CONF-800350, Nat. Tech. Inf. Serv., Springfield, USA.

LUGO, A. E. u. S. BROWN 1982: Conversion of tropical moist forests: a critique. – Interciencia **7:** 89–93

MYERS, N. 1980: Conversion of tropical moist forests. – National Academy of Sciences. Washington DC.

NATIONAL RESEARCH COUNCIL 1980: Research priorities in Tropical National Academy of Sciences. Washington DC.

SALATI, E. J. MARQUES u. L. C. MOLION 1978: Origem e distribuicao das chuvas na Amazonia. – Interciencia **3:** 200–206

SALATI, E., T. E. LOVEJOY u. P. B. VOSE 1983: Precipitation and water recycling in tropical rain forests with special reference to the Amazon basin. – The Environmentalist **3:** 67–72

SALATI, E. und P. B. VOSE 1983: Depletion of tropical rain forests. – Ambio **12:** 67–71
STERNBERG, H. O. 1973: Development and conservation. – Erdkunde **27** (4)
TOSSI, J. 1980: Life zones, land use and forest vegetation in the tropical and subtropical regions. – In: BROWN, S., A. E. LUGO u. B. LIEGEL: The role of tropical forests on the world carbon cycle. – United States Dept. of Energy CONF-800350. Natl. Tech. Inf. Serv. Springfield, USA.
UHL, C. 1982: Recovery following disturbances of different intensities in the Amazon rain forest of Venezuela. – Interciencia **7:** 19–24
WOODWELL, G. M., R. H. WHITTAKER, W. A. REINERS, G. E. LIKENS, C. C. DELWICHE u. D. B. BOTKIN 1978: The biota and the world carbon budget. – Science **199:** 141–145

Anschrift des Autors:
Prof. Dr. E. Medina,
Instituto de Investigaciones Cientificas,
Centro de Ecologia, Apartado 1827, Caracas 1010-A, Venezuela

SPIXIANA	Supplement 10	131–157	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

Der tropische Regenwald als Siedlungs- und Wirtschaftsraum Am Beispiel jüngster Entwicklungsprozesse im brasilianischen Amazonasgebiet

Von **Gerd Kohlhepp**

Geographisches Institut der Universität, Tübingen

Bis fast zur Mitte dieses Jahrhunderts wurden die tropischen Regenwaldgebiete der Erde weithin als die letzten großen Reserveräume der Menschheit angesehen und die Biomasse der Regenwälder wurde fälschlicherweise mit Bodenfruchtbarkeit gleichgesetzt. Einer Besiedlung und wirtschaftlichen Nutzung wurden nur einige Teilregionen intensiver zugeführt, so in Süd- und Südostasien, wo vulkanische Verwitterungsböden besonders günstige natürliche Voraussetzungen bieten. Ansonsten waren die Regenwaldgebiete der inneren Tropen Lebensraum isolierter eingeborener Bevölkerungsgruppen, die in dem noch fast ungestörten Ökosystem Jagd, Sammelwirtschaft und Wanderfeldbau betrieben. Die Undurchdringlichkeit dieser Waldgebiete erschwerte die Erschließung „von außen", der Begriff der „Lebensfeindlichkeit" hatte sich seit der Europäisierung der Tropen in der Kolonialzeit festgesetzt; die Plantagenwirtschaft faßte nur in Randsäumen Fuß.

Es ist fast paradox zu nennen, daß nun gerade in den letzten Jahrzehnten, als sich die Erkenntnis durchsetzte, daß das Agrarpotential der tropischen Regenwälder im allgemeinen gering ist, diese Region verstärkt als Siedlungs- und Wirtschaftsraum genutzt wird.

Die Gründe liegen auf der Hand: In den letzten beiden Jahrzehnten sind nicht nur die Kernräume tropischer Entwicklungsländer, sondern auch deren Peripherie in den Einflußbereich wirtschaftlicher Interessen geraten. Einerseits ist es die Politik der weltweiten Sicherung mineralischer und pflanzlicher Rohstoffreserven. Andererseits sind es die Versuche zum Abbau des Bevölkerungsdrucks durch Binnenkolonisation, d. h. Vergrößerung der landwirtschaftlichen Nutzfläche mittels Neulanderschließung zur Erweiterung der Ernährungsbasis.

Aus diesen Gründen sind die heute verbliebenen ca. 850 Mill. ha tropischer Regenwälder in einem immer stärkeren Maße der Vernichtung ausgesetzt. Die Regenwaldfläche der Tropen vermindert sich um ca. 12 Mill. ha pro Jahr durch Brandrodung und Holzeinschlag, d. h. um eine Fläche, die fast der Hälfte der Staatsfläche der Bundesrepublik Deutschland entspricht.

Vor allem in Lateinamerika, das etwa 57% des heute weltweit vorhandenen tropischen Regenwaldbestandes besitzt, gaben die jüngsten Entwicklungen bei der Waldvernichtung zu pessimistischen Zukunftsperspektiven Anlaß. Insbesondere das Amazonasgebiet hat als größtes tropisches Regenwaldgebiet der Erde in jüngerer Zeit in stärkstem Maße die Aufmerksamkeit in- und ausländischer Interessenten auf sich gezogen.

In Amazonien haben sich die jüngsten Entwicklungsprozesse regional mit sehr unterschiedlicher Intensität abgespielt. Vor allem in Brasilien ist dabei in umfangreichen staatlichen Regionalentwicklungsprojekten sehr gezielt die Besiedlung und verstärkte wirtschaftliche Nutzung weiter Teile des Amazonasgebietes vorangetrieben worden.

Über die erste Phase der staatlich gelenkten Agrarkolonisation im Bereich der Transamazônica (1970–74) und die vom Polamazônia-Programm geprägte zweite Phase (ab 1974) mit der steuerlichen Förderung privatwirtschaftlicher Großprojekte, insbesondere der Rinderweidewirtschaft auf Ro-

dungsweiden, sowie der verstärkten Prospektion nach mineralischen Rohstoffen existiert bereits ein umfangreiches Schrifttum (1).

Die folgenden Ausführungen konzentrieren sich daher auf vier Punkte, die für eine Bewertung der heutigen Situation Amazoniens als Siedlungs- und Wirtschaftsraum von Bedeutung sind:

- Die Bevölkerungsentwicklung Amazoniens in ihrer regionalen Differenzierung
- Rondônia als Haupt-Zielgebiet der Binnenwanderung ins Amazonasgebiet und Schwerpunkt der aktuellen Agrarkolonisation
- Die Freihandelszone von Manaus als Entwicklungspol, unter besonderer Berücksichtigung der industriellen Entwicklung
- Das Großprojekt Grande Carajás: Neue Konzeption zur Regionalentwicklung Ost-Amazoniens.

1. Bevölkerungsentwicklung Amazoniens

Überblickt man die letzten 110 Jahre, d. h. den Zeitraum seit dem ersten offiziellen Zensus, so lassen sich im brasilianischen Amazonasgebiet mehrere Phasen im Bevölkerungswachstum und im regionalen Verteilungsmuster dieser Bevölkerung unterscheiden.

Das letzte Viertel des 19. Jhdts. war geprägt vom Kautschuk-Boom, der nicht nur eine erste Binnenwanderungsbewegung von Flüchtlingen aus dem dürregeplagten Nordosten als Kautschukzapfer in die tropischen Regenwälder Amazoniens, vor allem nach Amazonas und Acre, mit sich brachte, sondern gleichzeitig die Vermarktungszentren Manaus und Belém zu bedeutenden regionalen Hauptstädten werden ließ. Zwischen 1872 und 1890 sowie in der Hochblüte der eineinhalb Jahrzehnte nach der Jahrhundertwende verdoppelte sich die Bevölkerung der Nordregion (2). Vor allem ab 1890 war die Bevölkerungszunahme im Amazonasgebiet bei weitem höher als die Brasiliens (s. Tab. 1), obwohl die junge Republik zu dieser Zeit größte Einwanderermengen aufnahm (3).

	Bevölkerungszahl (in 1000)	Anteil an Bevölkerung Brasiliens (in %)	Bevölkerungszunahme (in %) Norden	Brasilien
1872	332,8	3,35		
			43,1	44,3
1890	476,4	3,32		
			45,9	21,6
1900	695,1	3,99		
			107,0	75,7
1920	1.439,1	4,70		
			1,6	34,6
1940	1.462,4	3,55		
			26,1	26,0
1950	1.844,7	3,55		
			41,0	36,7
1960	2.601,5	3,67		
			40,3	33,1
1970	3.650,7	3,86		
			65,1	28,2
1980	6.028,6	4,98		

Tab. 1: Bevölkerungsentwicklung der Nordregion (Quelle: IBGE 1981 und eigene Berechnungen)

Die Phase der Hochkonjunktur der Kautschuk-Wirtschaft endete abrupt um 1914, als die Gummiproduktion der brasilianischen Sammelwirtschaft auf dem Weltmarkt von der quantitativ und qualitativ weit günstiger produzierenden Plantagenwirtschaft englischer Kolonialgebiete in Südost-Asien verdrängt wurde. Zählte Nordbrasilien 1920 noch 4,7% der Gesamtbevölkerung, so fiel der Bevölkerungsanteil bis 1940 wieder auf 3,6%. Die Bevölkerungszahl Amazoniens stagnierte, d. h. es machte sich eine starke Abwanderung bemerkbar. Bis Mitte der 60er Jahre war dann der Bevölkerungszuwachs Amazoniens kaum höher als der Brasiliens.

Als Ergebnis der staatlichen Strategien zur Regionalentwicklung Amazoniens begann in der zweiten Hälfte der 60er Jahre eine verstärkte Zuwanderung nach Amazonien. Die Bevölkerung des Nordens als

Kernraum stieg bis 1980 auf über 6 Millionen, die der Randgebiete (4), die mit der Nordregion die 1966 festgelegte Planungsregion „Amazônia Legal" bildet, erhöhte sich auf klar über 5 Mill. Deutlich sind als Ergebnis des Programms der nationalen Integration in Tab. 2 im Vergleich zu 1960–70 die höheren Zuwachsraten zwischen 1970 und 1980 zu ersehen. Die Bevölkerungszunahme betraf nicht primär diejenigen Regionen, die bereits den höchsten regionalen Bevölkerungsanteil besaßen (Pará, Amazonas), sondern v. a. Rondônia und Mato Grosso, die ihren Anteil wesentlich steigern konnten. Die Gesamtbevölkerung der Planungsregion Amazônia Legal betrug 1980 11,2 Millionen, d. h. immerhin 9,2% der brasilianischen Bevölkerung.

	Bevölkerung (in 1000)			Anteil an Amazônia Legal (in %)			Bevölkerungszunahme (in %)		Anteil an der Bevölkerungszunahme in Amazônia Legal (in %)	
	1960	1970	1980	1960	1970	1980	1960-70	1970-80	1960-70	1970-80
Acre	160,2	218,0	306,9	3,1	3,0	2,7	36,1	40,8	2,9	2,2
Amapá (T)	68,9	116,5	180,1	1,3	1,6	1,6	69,1	54,6	2,4	1,6
Amazonas	721,2	960,9	1.449,2	14,0	13,4	12,9	33,2	50,8	12,1	12,1
Pará	1.550,9	2.197,1	3.507,3	30,0	30,7	31.3	41,7	59,6	32,5	32,4
Rondônia+	70,8	116,6	503,1	1,4	1,6	4,5	64,7	331,5	2,3	9,6
Roraima (T)	29,5	41,6	82,0	0,6	0,6	0,7	41,2	97,0	0,6	1,0
Norden	2.601,5	3.650,7	6.028,6	50,4	50,9	53,7	40,3	65,1	52,8	58,9
Mato Grosso	330,6	612,9	1.169,8	6,4	8,6	1o,5	85,4	90,9	14,2	13,8
N-Goiás	348,3	549,1	782,3	6,8	7,7	7,0	57,6	42,5	10,1	5,8
W-Maranhão	1.880,0	2.336,9	3.211,4	36,4	32,8	28,8	24,3	37,4	23,0	21,6
Randgebiete	2.558,9	3.498,9	5.163,5	49,6	49,1	46,3	36,7	47,6	47,3	41,2
Amazônia Legal	5.160,4	7.149,6	11.192,1	100,0	100,0	100,0	38,5	56,5	100,0	100,0

Tab. 2: Bevölkerungsentwicklung der Planungsregion Amazônia Legal 1960–80
+ bis 1982 Territorium
(Quellen: IBGE 1971 u. IBGE 1981 sowie eigene Berechnungen)

Dies bedeutet, daß die fast 5 Mill. qkm große Region (= 58,5% der Gesamtfläche Brasiliens) nicht mehr als unbesiedelt bezeichnet werden kann. Das Negativ-Image Amazoniens als „Grüne Hölle" ist in Brasilien zwar zurückgegangen, aber es darf nicht vergessen werden, daß sich ein Großteil der Zuwanderer nur aus sozioökonomischen Zwängen zur Migration ins Amazonasgebiet entschließt. Trotz der Steigerung der absoluten Einwohnerzahl sind die Bevölkerungsdichtewerte mit 1,7 Einw./qkm im Norden bzw. 2,3 in der Planungsregion noch äußerst gering. Konzentration und Dispersion der Bevölkerungsverteilung prägen weiterhin auch diese Region. Weiten Gebieten Zentral- und West-Amazoniens, die nach wie vor von nichtindianischer Bevölkerung nahezu unbesiedelt sind, stehen städtische Ballungsräume gegenüber, die – wie die Mikroregion Belém im Staat Pará – Bevölkerungsdichten von über 700 Ew./qkm erreichen.

Aber auch im ländlichen Raum gibt es gravierende Unterschiede: den stadtnahen Várzea-Gebieten und bereits relativ dicht besiedelten kleinbäuerlichen Kolonisationsgebieten der Bragantina-Zone oder anderen Teilräumen in Südost-Pará sowie Mato Grosso, vor allem aber in Rondônia, stehen Regionen gegenüber, die bereits flächenhaft einer wirtschaftlichen Nutzung unterzogen werden, in denen aber arbeitsextensive Rinderhaltung sogar eine Verdrängung ansässiger Bevölkerung bewirkt. Dazu kommt die Anziehungskraft bzw. Sogwirkung der Städte auf das Umland. Die städtische Bevölkerung zeigt in allen Teilregionen sehr hohe Zuwachsraten, hat sich in Amazônia Legal innerhalb von 10 Jahren nahezu verdoppelt und ihr Anteil an der Gesamtbevölkerung beträgt im Norden bereits 51,5% (s. Tab. 3).

Bei der ländlichen Bevölkerung ist zwar in allen Teilregionen Amazoniens zwischen 1970 und 1980 noch eine Zunahme festzustellen, die Zuwachsraten liegen jedoch in Acre, Amazonien, Roraima und

	Anteil Städtische Bevölkerung (in %) 1970	1980	Zunahme Städtische Bevölkerung 1970-1980 absolut (in 1000)	in %	Anteil ländl.Bevölkerung (in %) 1970	1980	Zu- bzw. Abnahme ländl.Bevölkerung 1970-1980 absolut (in 1000)	in %
Acre	27,8	44,2	75,2	124,2	72,2	55,8	13,7	8,7
Amapá (T)	54,8	59,1	42,6	66,8	45,2	40,9	21,0	39,8
Amazonas	42,6	60,0	459,7	112,3	57,4	40,0	28,5	5,2
Pará	47,2	48,5	665,1	64,1	52,8	51,5	645,2	55,6
Rondônia	51,9	47,6	178,9	295,7	48,1	52,4	207,6	370,0
Roraima (T)	43,1	60,5	31,7	177,1	56,9	39,5	8,7	1,4
Norden	45,2	51,5	1.453,2	88,1	54,8	48,5	924,7	46,2
Mato Grosso	39,1	57,5	433,5	181,0	60,9	42,5	123,4	33,0
N-Goiás	25,0	40,0	175,7	128,0	75,0	60,0	57,6	14,0
W-Maranhão	24,7	31,8	420,3	72,8	75,3	68,2	430,5	24,5
Randgebiete	27,3	38,4	1.029,5	107,9	72,7	61,6	611,5	25,0
Amazônia Legal	36,4	45,8	2.482,7	95,4	63,6	54,2	1.519,0	33,4
Brasilien	56,0	67,7	29.108,6	55,0	44,0	32,3	-2.466,6	-5,9

Tab. 3: Veränderungen von Zahl und Wachstum städtischer und ländlicher Bevölkerung in Amazônia Legal (Quellen: IBGE 1971 und IBGE 1981 sowie eigene Berechnungen)

Nord-Goiás beträchtlich unter dem natürlichen Wachstum (Durchschnittswert 1970–80: 27,8%). In der Planungsregion Amazônia Legal hat die ländliche Bevölkerung von 1970 bis 1980 um ein Drittel zugenommen. Im gleichen Zeitraum zeigt sich jedoch in Gesamtbrasilien bereits eine Abnahme um 5,9%.

Sehr eindrucksvoll zeichnet sich in Tab. 4 die Zunahme der Bevölkerung in den Munizipien der Hauptstädte von Bundesstaaten und Territorien ab. So hat sich – mitbedingt durch die Einrichtung der Freihandelszone und die Stellung als Entwicklungspol im Planungskonzept für Amazonien – die Bevölkerungszahl des Munizips Manaus in 10 Jahres-Phasen jeweils nahezu verdoppelt, in Belém immerhin um je etwa die Hälfte erhöht.

		Bevölkerungszahl (in 1000) 1960	1970	1980	Bevölkerungszunahme (in %) (Vergleich: Staat/Terr.) 1960-70	1970-80	Bevölkerung (in 1000) Hauptstadt 1980
Belém		402,2	642,5	949,5	59,7	47,8	758.1
(Pará)	% Anteil an Bevölkerung des Staates/Terr.	25,9	29,2	27,1	41,7	59,6	21,6
Manaus		175,3	314,2	642,5	79,2	104,5	613,1
(Amazonas)	%	24,3	32,7	44,3	33,2	50,8	42,3
São Luís		159,6	270,7	460,3	69,6	70,0	182,5
(Maranhão)	%	6,4	8,9	11,2	21,9	34,9	4,5
Cuiabá		57,9	103,4	219,5	78,6	112,3	167,9
(Mato Grosso)	%	17,5	16,9	18,8	85,4	90,9	14,4
Macapá		46,9	87,8	140,6	87,2	60,1	89,1
(Amapá)	%	68,1	75,3	78,1	69,1	54,6	49,5
Pôrto Velho		51,0	88,9	138,3	74,3	55,6	101,6
(Rondônia)	%	72,1	76,2	27,5	64,7	331,5	20,2
Rio Branco		47,9	84,8	119,8	77,0	41,3	87,5
(Acre)	%	29,9	38,9	39,0	36,1	40,8	28,5
Boa Vista		26,2	37,1	69,6	41,6	87,6	43,1
(Roraima)	%	88,7	89,0	84,9	41,2	97,0	52,6

Tab. 4: Bevölkerungswachstum der Hauptstadt-Munizipien in der Planungsregion Amazônia Legal (Quellen: IBGE 1981 und eigene Berechnungen)

Fig. 1: Entwicklung der städtischen und ländlichen Bevölkerung in Amazônia Legal 1970–80 (Quelle: Eigene Berechnungen nach Zensusangaben in IBGE 1971 u. IBGE 1981)

Während die Einwohnerzahl des Munizips Belém heute bereits deutlich die Millionengrenze überschritten haben dürfte, der Anteil an der Bevölkerung des Staates Pará aber in etwa gleichgeblieben ist, konzentriert Manaus mit über 0,6 Mill. Einwohner (1960: 175000) über 42% der Bevölkerung des Staates Amazonas. Die Zuwanderung hat hier in den letzten Jahren besonders große Probleme mit sich gebracht.

Fig. 1 zeigt den Zuwachs städtischer und ländlicher Bevölkerung in absoluten Zahlen auf der Basis der Mikroregionen. Der städtische Bevölkerungszuwachs von 1970–80 stellt dabei in vielen Mikroregionen den Hauptteil der heutigen Stadtbewohner. Im ländlichen Raum macht sich jedoch vereinzelt bereits die gesamtbrasilianische Tendenz einer absoluten Bevölkerungsabnahme bemerkbar. Die Landflucht wird im Umland von Manaus und von Cuiabá besonders deutlich und ist hauptsächlich als Sogwirkung der Zentren zu sehen (s. Fig. 1). In Acre ist nicht nur die Hauptstadt Rio Branco, sondern vor allem der Entwicklungs-Boom im Nachbarstaat Rondônia für die Abnahme ländlicher Bevölkerung verantwortlich.

Die immer stärkere Konzentration der Bevölkerung auf die infrastrukturell besser ausgestatteten städtischen Zentren jeglicher Größenordnung offenbart Fig. 2. Die Munizip-Hauptorte hatten zwischen 1970 und 1980 prozentuale Zunahmen der Bevölkerung, die häufig über 100% und höher lagen. Zu den regionalen Metropolen Belém und Manaus gesellten sich mit São Luís (Maranhão), dessen Bevölkerungszahl seit 1970 (168000) aber nur gering zunahm (1980: 182000), Cuiabá, Santarém und den am schnellsten wachsenden Städten Pôrto Velho (Rondônia) und Imperatriz (Maranhão), letztere an der Belém-Brasília-Straße, weitere Großstädte.

Die Bevölkerungsentwicklung seit Anfang der 70er Jahre brachte im Amazonasgebiet zum einen eine Auffüllung eines mehrere Hundert Kilometer breiten Randsaums, der sich vom östlichen Pará über West-Maranhão, den nördlichsten Zipfel von Goiás, die Zentralregion von Mato Grosso bis in den Südwesten nach Rondônia und Acre entlangzieht. In diesem Bereich kam es zu einem mit flächenhafter Waldvernichtung verbundenen, häufig fast frontartigen Vorrücken der Siedlungs- und Wirtschaftsgrenze. Dabei entstanden aber gleichzeitig „städtische" Siedlungskerne, deren Bevölkerung z. T. außerordentlich schnell zunahm (s. Fig. 2). Zum andern ist eine Verstärkung der Bevölkerungskonzentration an der Achse des Hauptstroms aufgetreten. Weite Regionen nördlich des Solimões/Amazonas und in den westlichen und zentralen amazonischen Regenwaldgebieten sind jedoch bis heute nahezu siedlungsleer geblieben.

Bei den Vorstößen der Kolonisations-„Keile" zeigt sich entlang der Entwicklungsachsen eine enorme Bevölkerungszunahme in den Etappenorten, die durch die Konzentration zahlreicher neuer Funktionen und die Sogwirkung bedingt ist. Dies gilt für die Transamazônica, deren Agrarkolonisation weitgehend gescheitert ist, ebenso wie für den Nordabschnitt der Belém-Brasília-Straße, aber auch für die Straßen Pôrto Velho-Manaus und Cuiabá-Pôrto Velho im Streckenabschnitt in Rondônia. In der Dynamik der neuen Pionierzonen gibt es jedoch sehr große Unterschiede.

2. Entwicklungsprozesse an der Pionierfront: Das Beispiel Rondônia

Im Gegensatz zur Stagnation an der Transamazônica ist im letzten Jahrzehnt in Rondônia die dynamischste Pionierfront Brasiliens entstanden. Rondônia nimmt im gesamten Amazonasgebiet eine Sonderstellung ein. Die Entwicklungsprozesse in dieser durch hohe Zuwanderungsraten gekennzeichneten Pionierzone erinnern in ihrer Schnelligkeit und Intensität an die Erschließung Nord-Paranás in den 50er Jahren (Kohlhepp 1975).

Rondônia hatte – mit Ausnahme der regionalen Auswirkungen des Baus der Madeira-Mamoré-Bahn (1907–12) auf die Kautschuk- und Paränuß-Sammelwirtschaft, der Arbeiten an der 1915 fertiggestellten Telegraphenlinie von Cuiabá nach Pôrto Velho, die zu ersten kleinen Siedlungskernen führten, und der punkthaften Ausbeutung der Zinnerz-Lagerstätten seit den 50er Jahren – bisher im Schatten der großen flächenhaften Erschließungsprozesse im Amazonasgebiet gestanden.

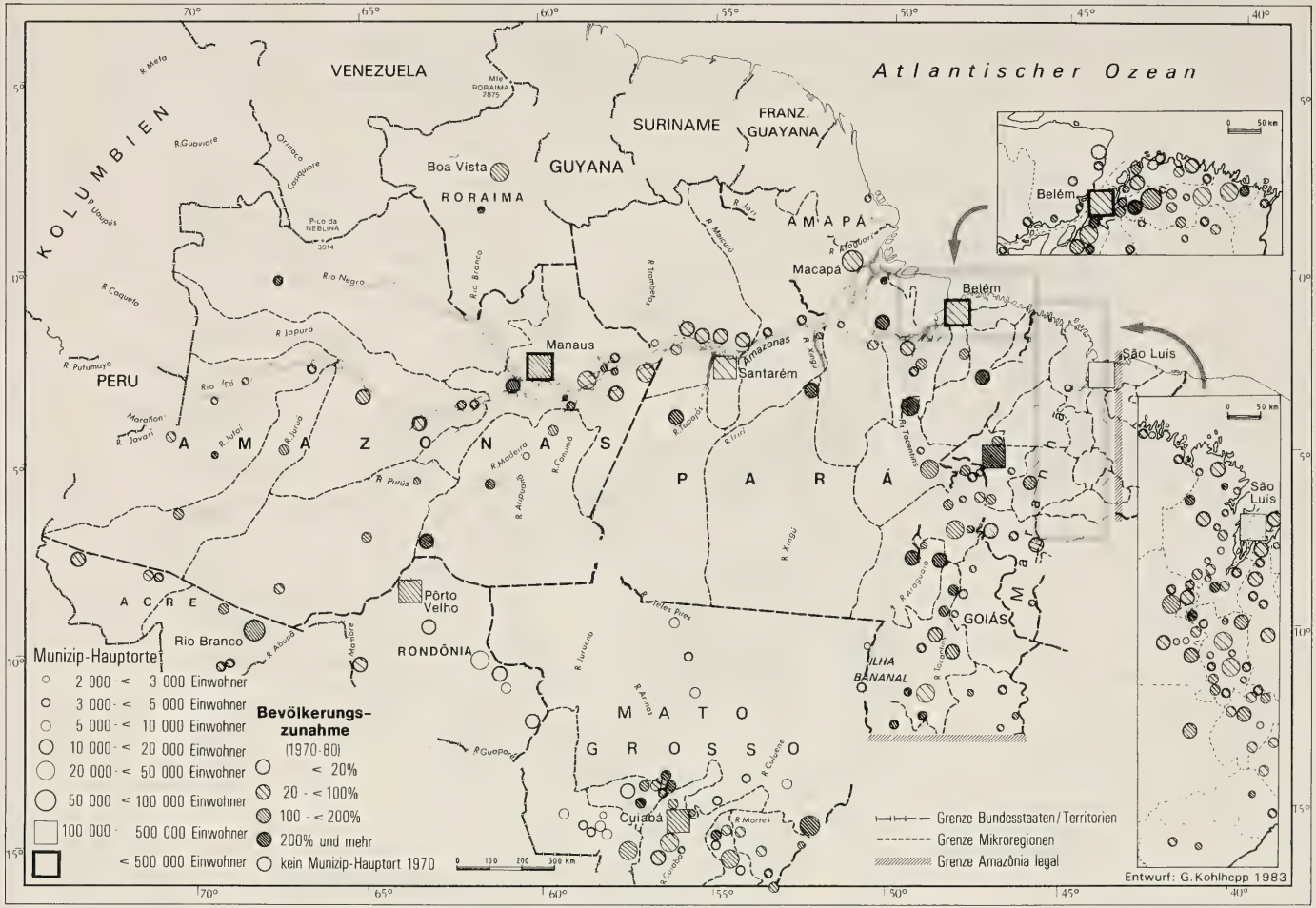


Fig. 2: Bevölkerungszunahme der Munizip-Hauptorte in Amazônia Legal 1970–80 (Quelle: Eigene Berechnungen nach IBGE 1971 u. IBGE 1981)

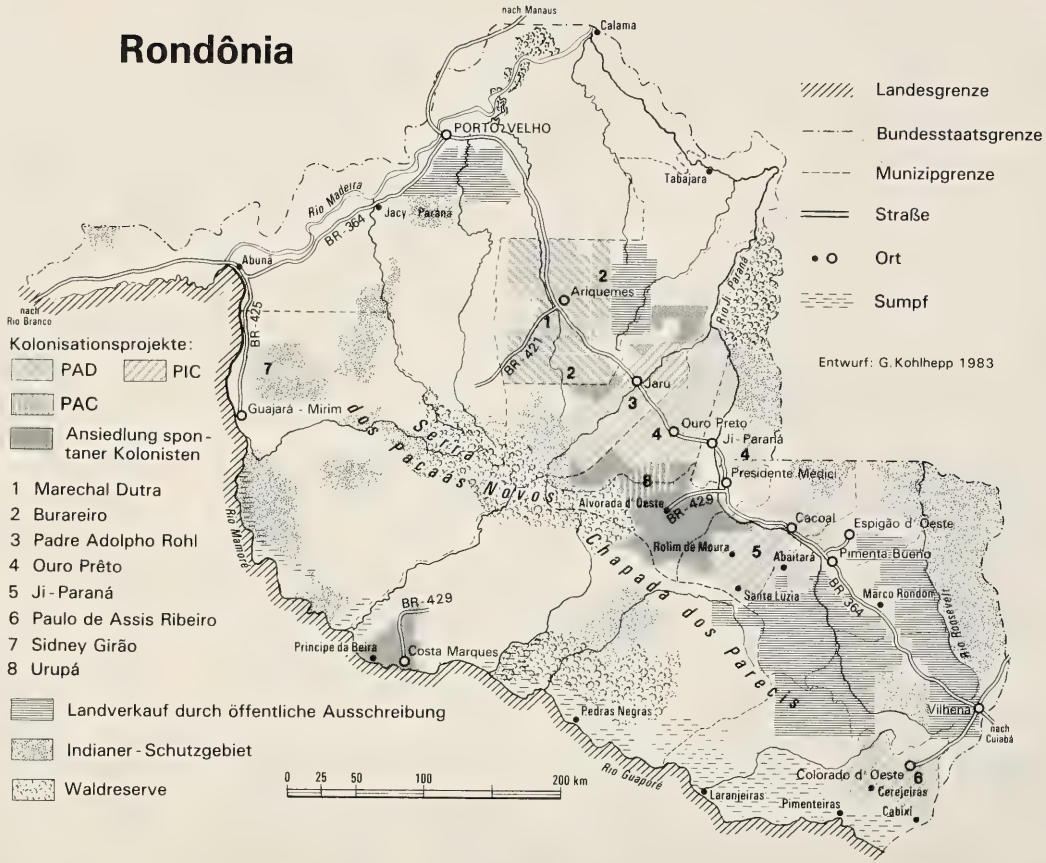


Fig. 3: Kolonisationsprojekte in Rondônia (Quelle: Unterlagen des INCRA)

Mit dem Vordringen der landwirtschaftlichen „fronteira" begann in den 70er Jahren die Kolonisation der tropischen Regenwälder in der Zentralregion Rondônias. Die Ausgangssituation der natürlichen Gegebenheiten erwies sich in Rondônia aufgrund des Vorkommens von terra-roxa-Böden, die das höchste Nutzungspotential besitzen, günstiger als im terra firme-Gebiet Zentralamazoniens. Die Lokalisation der ersten Kolonisationsprojekte um Ouro Prêto und Jarú basierte auf dem Vorkommen dieser Böden. Der Status Rondônias als Bundesterritorium ermöglichte es der staatlichen Kolonisationsbehörde INCRA (Instituto Nacional de Colonização e Reforma Agrária), die besitzrechtlichen Entscheidungen zu kontrollieren und nicht nur die Schlüsselstellung bei der Landvergabe zur Agrarkolonisation, sondern auch beim Aufbau der Infrastruktur bis in den sozialen Bereich hinein zu übernehmen.

Die Kolonisation spielte sich in vier unterschiedlichen Formen ab, die auf verschiedenen Kolonisationsstrategien basierten (s. Fig. 3):

1. Integrierte Kolonisationsprojekte (PIC)
2. Projekte mit gelenkter Ansiedlung (PAD)
3. Ansiedlung spontaner Kolonisten
4. Landverkauf durch öffentliche Ausschreibung

Zwischen 1970 und 1975 wurden fünf PIC gegründet, in denen INCRA für die Einrichtung und Erhaltung der Infrastruktur verantwortlich war. Die Landvergabe an Kolonisten beruhte auf einer Flächengröße von durchschnittlich 100 ha.

In den beiden 1974 und 1975 entstandenen Projekten mit gelenkter Ansiedlung (PAD) sollte INCRA nur noch administrative Funktionen wahrnehmen, mußte letztlich aber doch die Infrastrukturmaßnahmen übernehmen. Aufgrund des schnellen Migrationsdrucks reichte die Aufnahmekapazität in den Projektgebieten nicht aus, so daß schließlich zwischen 1979 und 1981 die Besiedlung spontaner Kolonisten überwog. Ohne jede Infrastruktur erwies sich die Niederlassung der zahlreichen Siedlerfamilien als äußerst problematisch und ohne wirtschaftliche Erfolgschancen. Bis Juli 1983 sind in den 2,7 Mill. ha umfassenden Kolonisationsprojekten in Rondônia über 38 000 Familien angesiedelt worden. Ihre Zahl hat sich seit 1977 verdreifacht (s. Tab. 5).

Die Agrarkolonisation in Rondônia basiert auf der Kombination des Anbaus einjähriger Kulturpflanzen, v. a. den Grundnahrungsmitteln Bergreis, Bohnen, Maniok sowie Mais im System der Landwechselwirtschaft, und der Dauerkulturen Kakao und in jüngerer Zeit auch Kaffee. Während Grundnahrungsmittel zur Eigenversorgung und z. T. auch marktorientiert angebaut werden, ist der von Agrarkrediten abhängige Dauerkulturanbau fast ausschließlich auf die Vermarktung ausgerichtet.

Projekte/Programme	Gründungsjahr	Fläche(in ha)	1977	angesiedelte Familien 1983 (Juli)
PIC Ouro Prêto	1970	512.585	3.371	4.222
PIC Sidney Girão	1971	60.000	482	635
PIC Ji-Paraná	1972	486.137	3.148	4.755
PIC P.Assis Ribeiro	1973	293.580	2.429	3.353
PIC Pe.Adolpho Rohl	1975	407.219	1.183	3.406
PAD Burareiro	1974	304.925	601	1.540
PAD Marechal Dutra	1975	490.178	1.446	4.675
PAC Urupá	1981	70.000	-	1.070
PAC Machadinho I	1982	100.000	-	-
verschiedene	ab 1980	-	-	14.908
Total		2.724.624	12.660	38.564

Tab. 5: Kolonisation in Rondônia. PIC = Projeto integrado de Colonização, PAD = Projeto de Assentamento Dirigido, PAC = Projeto de Ação Conjunta (Quelle: Zusammenstellung von M. Coy nach MEAF-INCRA-CEER 1984 und eigene Erhebungen bei INCRA 1977).

Das 1981 verkündete POLONOROESTE-Programm (5) hat als regionale Entwicklungsplanung für Rondônia und eine Teilregion von Mato Grosso – im Gegensatz zum POLAMAZÔNIA- und POLOCENTRO-Programm – seinen Schwerpunkt im Bereich ländlicher Entwicklung eindeutig in der Förderung des Kleinbetriebs. Diese Entwicklung – eigentlich eine Wiederaufnahme der 1970 im Programm der nationalen Integration für die Besiedlung Amazoniens propagierten Leitziele kleinbäuerlicher Landwirtschaft – ist zweifellos von der Weltbank als Finanzierungsorgan beeinflußt und läßt deutliche Ansätze einer Grundbedürfnis-Orientierung erkennen (6). Das Programm hatte seinen Vorläufer in dem vom Landwirtschaftsministerium des damaligen Territoriums Rondônia erstellten Förderungsprogramm für Kleinbauern (7), das zur Gründung der CODARON (Cia. de Desenvolvimento Agrícola de Rondônia) führte und bereits die Einrichtung von „städtischen" Versorgungszentren im ländlichen Raum (Núcleo Urbano de Apoio Rural: NUAR) vorsah.

Leitziele des POLONOROESTE-Programms sind v. a. die Weiterführung und Stärkung der Maßnahmen zur nationalen Integration durch Förderung der Besiedlung der Region durch ökonomisch marginalisierte Bevölkerungsgruppen anderer Regionen sowie die Verbesserung der wirtschaftlichen Situation der Bevölkerung und damit der Planungsregion.

Als wichtigste Programmteile sind die Verkehrserschließung mit der Asphaltierung der etwa 1 100 km langen Bundesstraße Cuiabá–Pôrto Velho (BR 364), der zentralen Achse Rondônias, und dem Ausbau ländlicher Erschließungsstraßen sowie die Einrichtung und Konsolidierung von Kolonisationsprojekten mit Unterstützung der Agrarproduktion, der Infrastruktur und Sozialleistungen zu nennen. Außerdem wird der Umweltschutz und die Unterstützung der indianischen Bevölkerung hervorgehoben.

Die Kosten dieses umfangreichen Entwicklungsprogramms betragen für den Zeitraum 1981–1985 1,55 Milliarden US-$, wovon 42% allein die aus verkehrstechnischen Gründen allerdings dringend notwendige Asphaltierung der BR 364 verschlingen wird. Diese Mittel werden zu zwei Dritteln von Brasilien in Form von Haushaltsmitteln der involvierten staatlichen Organe und speziellen nationalen Entwicklungsfonds wie PIN und PROTERRA und zu einem Drittel von der Weltbank finanziert (8). Die Koordinierungsaufgaben übernimmt die SUDECO (Superintendência do Desenvolvimento do Centro-Oeste).

Unter den o. g. physischen und organisatorisch-administrativen Rahmenbedingungen hat sich Rondônia zu einer Wanderungs-Zielregion erster Ordnung entwickelt. Dies vor allem seitdem die BR 364 als unbefestigte Piste 1968 für den ganzjährigen Verkehr geöffnet wurde. Schon die Bevölkerungszunahme im Zeitraum zwischen 1970 und 1980, in dem die Einwohnerzahl Rondônias um weit mehr als das Vierfache zugenommen hatte (s. Tab. 2) und durchschnittliche jährliche Wachstumsraten von 15,8% erreicht wurden, zeigt diese Tendenz. Ende der 70er und Anfang der 80er Jahre verstärkte sich die Migration nach Rondônia noch beträchtlich (s. Tab. 6). Nachdem Rondônia 1982 zum Bundesstaat erhoben wurde, und die Verbesserung der Straßenverhältnisse als positive Konsequenz des POLONOROESTE-Programms einen leichteren Zugang ermöglichte, ist die Zahl der Zuwanderer von 58 000 (1982) auf 93 000 im Jahre 1983 angestiegen. Im Januar 1984 wurden am „Einfalltor" Vilhena im Süden Rondônias ca. 8 900 Zuwanderer gezählt (Januar 1983: 2 740), was auf eine bedeutende Verstärkung der Binnenwanderung schließen läßt, da die höchsten Zuwandererzahlen in den niederschlagsarmen Monaten zwischen Juli und September zu erwarten sind (9). Die Gesamtbevölkerung Rondônias, die 1980 (Zensus 1. 9. 80) 503 000 betrug, hat sich bis Ende 1982 auf 660 000 erhöht (10) und dürfte Anfang 1984 bereits 770 000 erreicht haben.

Die Analyse der Herkunftsgebiete der Migranten (s. Tab. 6) zeigt, daß Paraná mit über 27% weiterhin führt, anteilmäßig aber abgenommen hat (1980: 38,9%). Die Binnenwanderer aus Paraná stammen vorwiegend aus dem Norden, Nordwesten und Westen des Staates. In der Nordregion (Norte Novo und Norte Novissimo) Paranás führte der frostbedingte Rückgang des Kaffeeanbaus zu gravierenden agrarstrukturellen Umwälzungen, wobei durch die Umstellung vieler Betriebe in ökologischen Ungunstgebieten auf extensive Rinderhaltung besonders viele Landarbeiter und Kleinpächter arbeitslos wurden. Demgegenüber ist die Abwanderung aus West-Paraná eine reine Verdrängungsmigration in-

Bundesstaat	1979 %	1980 %	1981 %	1982 %	1983 % +
Paraná	37,4	38,9	22,9	23,0	27,1
Mato Grosso	23,3	17,5	14,6	15,0	12,3
Minas Gerais	4,1	5,5	4,5	10,6	9,7
Sao Paulo	6,3	6,7	9,9	9,3	8,9
Espírito Santo	5,5	5,6	5,6	8,2	8,4
Mato Grosso do Sul	9,0	9,8	7,6	7,2	7,9
Bahia	1,7	2,0	1,8	3,9	4,4
Goiás	3,4	3,4	3,4	4,8	4,1
Amazonas	-	-	12,8	4,9	2,6
Pará	-	-	3,6	1,9	2,3
Ceará	1,6	1,0	1,6	1,5	1,5
Rio de Janeiro	0,9	0,9	1,1	1,3	1,0
Rio Grande do Sul	0,8	1,1	0,7	0,6	0,6
Roraima	-	-	1,2	0,7	0,5
Übrige Bundesstaaten	4,6	6,1	7,5	6,2	8,7
Ausland	1,3	1,4	1,2	0,9	0,8
	100,0	100,0	100,0	100,0	100,0
Zahl der Migranten	36.791	49.205	60.218	58.052	93.000 ++

Tab. 6: Zahl und Herkunft der Migranten nach Rondônia 1979–1983
+ Herkunft der Migranten bis einschließlich August 1983 (53274)
++ vorläufige Zahl
(Quelle: NURE – SEPLAN-RO; Zusammenstellung M. Coy)

folge des Vordringens des stark mechanisierten und kapitalintensiven Soja- und Weizenanbaus großer Mittel- und Großbetriebe. Während zwischen 1970–74 nur 15% der in Rondônia angesiedelten Familien aus Paraná kamen, nahm deren Zahl nach dem schweren Frost 1975 und aufgrund der Agrarkreditpolitik der brasilianischen Regierung stark zu. Dies, obwohl inzwischen Ost-Paraguay zum Hauptzielgebiet der Paranaenser Abwanderung geworden war (Kohlhepp 1983c). Die Binnenwanderung wurde weniger durch Regierungspropaganda wie im Falle der Transamazônica, sondern durch Mundpropaganda sowie die Aktivitäten von Busfirmen, die den Transport der Siedler durchführten, aktiviert. Mit der Aufsiedlung der subtropischen Regenwälder des östlichen Paraguay und in Abhängigkeit von der paraguayischen Einwanderungspolitik gegenüber Brasilianern, bei der sich erste Restriktionen bemerkbar machen, könnte sich auf der Suche nach Alternativ-Zielregionen ein weiterer großer Schub von Binnenwanderern aus Paraná nach Rondônia ergießen.

Die Zuwanderung aus Minas Gerais und Espírito Santo, die in der ersten Hälfte der 70er Jahre mit 30% bzw. 25% überwog, hat seit 1982 wieder an Bedeutung gewonnen (s. Tab. 6). Die Altersgruppe zwischen 14 und 25 Jahren überwiegt (11). Bei den wenigsten Zuwanderern ist der letzte Wohnort mit dem Geburtsort identisch. Dies bedeutet, daß eine große Zahl von Migranten bereits mehrere Wanderungsphasen hinter sich hat. Vor allem bei den aus Paraná kommenden älteren Siedlern wird deutlich, daß sie großenteils aus São Paulo, Minas Gerais oder dem Nordosten bzw. aus Rio Grande do Sul und Santa Catarina stammen. Für die aus Südbrasilien kommenden gilt, daß sie eher in das ihnen klimatisch vertrautere östliche Paraguay abwandern.

Der Gesamtvorgang beweist, daß die Migranten sehr häufig aus Gebieten abwanderten, in die sie erst vor relativ kurzer Zeit gekommen waren und als Pionierzone erschlossen hatten, nun aber im Rahmen der Verlagerung der Pionierfronten in Richtung neuer „fronteira" wieder verließen (12); großenteils als Fluchtbewegung vor drohender Marginalisierung durch Agroexportmodell und Modernisierung der Landwirtschaft mit „Grüne Revolution"-Maßnahmen (13). Mit der Zuwanderung nach Rondônia

war für viele Migranten nicht nur ein räumlicher, sondern auch ein sozialer Mobilitätsprozeß mit dem Erwerb von Landeigentum verbunden.

Hinsichtlich der Berufsstruktur der nach Rondônia abwandernden Familienvorstände haben sich beträchtliche strukturelle Veränderungen vollzogen. 1980 waren noch 83% der Haushaltsvorstände vor ihrer Migration nach Rondônia in der Landwirtschaft tätig, davon aber nur 22% als selbständige Landwirte, deren Anteil unter den Zuwanderern aus den Minifundiengebieten des Südens, aber auch aus Espírito Santo, besonders hoch ist (14).

Im Jahre 1983 hat das Spektrum der beruflichen Streuung der Migranten stark zugenommen. Insbesondere ist die Zahl der aus Städten kommenden Migranten enorm angestiegen (1983: 73%) (15), wobei aber wohl ein großer Teil dieser Menschen keine traditionellen Stadtbewohner waren, sondern in den 60er und 70er Jahren aus dem ländlichen Raum Südostbrasiliens in die Städte abgewandert sind und sich dort – bestenfalls als Tagelöhner lebend – nicht integrieren konnten.

Zielgebiete der Zuwanderer sind weiterhin v. a. die Kolonisationsgebiete in der Hauptstraßenachse im zentralen Rondônia, wobei aber das Projekt Ji-Paraná im heutigen Munizip Cacoal (s. Fig. 3) mit seinem sehr dynamischen Distrikt Rolim de Moura (16) am Rand der Chapada dos Parecis die höchsten Zuwachsraten aufweist. Die im Bau befindliche Straßenverbindung von Presidente Médici nach Costa Marques hat die Entwicklung von der BR 364 nach Westen eingeleitet. Die Migration nach Rondônia ist insgesamt als lange gereifte Notmaßnahme, als ein aufgrund auswegloser sozioökonomischer Gegebenheiten gezwungenermaßen durchgeführter Prozeß verdrängter und marginalisierter ländlicher und städtischer Bevölkerungsgruppen zu interpretieren. Es ist nicht die freiwillige Wanderung auf der Suche nach dem Eldorado, von der so oft gesprochen wird.

Der Kolonisationsprozeß ließ – auch auf der Grundlage alter Siedlungskerne – ein Netz von städtischen Siedlungen entstehen, die sich häufig ohne Planungskonzept spontan weiterentwickelten. Staatlicher und privater Dienstleistungssektor, die Aufbereitung und Vermarktung der Agrarprodukte, Einzelhandel und die typischen industriellen Ansätze der Pionierfront, die Sägereien, sind dort lokalisiert. Außer diesen zentralörtlichen Funktionen kommt den Städten auch als „Wartesaal" für neuankommende Migranten eine besondere Bedeutung zu, da die Ansiedlungskapazität der staatlichen Behörden voll ausgelastet ist und z. Z. etwa 28000 Familien bei INCRA registriert sind, die auf Landzuteilung warten. Viele Neusiedler kommen als „agregado" auf dem Eigentum von Verwandten oder Freunden unter, wo sie ein Stück Land zur Bewirtschaftung erhalten und als Gegenleistung ihre Arbeitskraft zur Verfügung stellen. Andere arbeiten als Halbpächter, v. a. bei Dauerkulturen wie Kaffee, nach dem traditionellen Halbpachtsystem mit der Möglichkeit, Zwischenpflanzungen als Grundnahrungsmittel zum Eigenbedarf anzubauen. Für viele wird aber die Arbeitssuche in der Stadt zum Dauerzustand.

Auf der anderen Seite kommt es bereits in verstärktem Maße zum Verkauf von Landstücken und zur Abwanderung in die Städte. In manchen Projektgebieten haben schon bis zu 50% der Betriebe den Besitzer mindestens einmal gewechselt. In den Pionierstädten läßt sich bereits eine deutliche soziale Segregation zwischen einer aufstrebenden städtischen Mittelschicht (Beamte, Ärzte, Anwälte, Kaufleute, Transportunternehmer, Holzhändler etc.) und der breiten Unterschicht von Migranten und Zuwanderern aus dem ländlichen Raum feststellen. In der zentral-örtlichen Hierarchie der Städte rangiert nach der Hauptstadt Pôrto Velho mit heute über 150000 Einwohnern Ji-Paraná als Regionalzentrum Zentral-Rondônias. Cacoal, Ariquemes und Vilhena folgen in deutlichem Abstand. Die anderen Orte an der Entwicklungsachse BR 364 haben bisher nur lokale Bedeutung. Im Gegensatz zu der dynamischen Entwicklung an der Hauptstraße ist Guajará-Mirím zurückgeblieben und auch die Orte im Guaporé-Tal sind bisher noch zu isoliert (s. Fig. 3). Einige der im POLONOROESTE-Programm entstandenen ländlichen Versorgungszentren (NUAR) könnten neue Ansätze zur städtischen Siedlungsentwicklung bilden.

Gründe für die Abwanderungstendenzen aus dem ländlichen Raum sind die z. T. schlechten Lebensbedingungen aufgrund fehlender Infrastruktur, Aufgabe des Betriebs infolge Verschuldung, aber auch die Auswirkungen der Malaria, die in Rondônia außerordentlich stark verbreitet ist.

Welche Zukunftsperspektiven bieten sich nun der weiteren Erschließung und Besiedlung in Rondônia? Wird der neue Bundesstaat zum Modellfall für erfolgreiche Kolonisation im brasilianischen Amazonasgebiet werden?

Sicher kann heute noch kein abschließendes Urteil gefällt werden. Aber einzelne Faktoren und Probleme zeichnen sich bereits klar ab:

Die Asphaltierung der BR 364 wird – unter Berücksichtigung der bekannten Prozeßabläufe im ländlichen Raum des Südens, Südostens und Nordostens Brasiliens und der äußerst prekären Situation im städtischen Bereich mit schnell zunehmender Arbeitslosigkeit – zu einer erheblichen Verstärkung der Zuwanderung führen. Dies wird den Bevölkerungsdruck auf die in Rondônia vorhandenen Ressourcen verstärken und könnte die Aufnahmekapazität der Kolonisationsprojekte sprengen. Besonders problematisch erscheint aber die Tatsache, daß die Gebiete mit den günstigsten Bodenverhältnissen bereits in Besitz genommen sind und die Wellen der Migranten sich in Zukunft in naturräumliche Ungunstgebiete ergießen, deren Tragfähigkeit für die zu befürchtenden Bevölkerungsdichten nicht ausreicht. Folge der Überlastung der staatlichen Ansiedlung wird eine Zunahme der „wilden" Landnahme durch Posseiros sowie der sozioökonomisch bedingten Konfliktsituationen in dieser Region sein.

Nach der bislang auf den engen Bereich der Flußläufe beschränkten Auseinandersetzung zwischen Kautschukzapfern (Seringueiros), Paránuß-Sammlern, Jägern und Indianern brachten die Kassiterit-Gewinnung, Gold- und Diamanten-Sucher (Garimpeiros) sowie jüngst die zahlreichen Kleinbauern, Squatter (Posseiros), aber auch Rinderzucht-Großprojekte eine räumliche Ausweitung der Interessenkonflikte zwischen diesen Gruppen mit sich. Während im Bereich der konkurrierenden Sammelwirtschaft und Jagd aufgrund des zur Verfügung stehenden Raums eine Koexistenz noch bedingt möglich war, trugen ausgedehnte Waldrodungen von Squattern und offiziell angesiedelten Kleinbauern im landwirtschaftlichen Betriebssystem der einfachen Landwechselwirtschaft sowie von Rinderzüchtern zur Weidelandgewinnung nun auch abseits der großen Flüsse zur Vernichtung des indianischen Lebensraums bei. Vor allem die „Pistoleiros" der Großgrundbesitzer trugen zu einer gnadenlosen Verfolgung und Vertreibung indianischer Stammesgruppen bei.

Durch die Kontakte mit Gummizapfern, Prospektionstrupps, Fazendeiros, Holzfällerkolonnen, Landspekulanten, Viehtreibern und Kolonisten sowie den Arbeitstrupps der Straßenbaufirmen, die ihre Aktivitäten immer stärker auch auf Verbindungsstraßen von der BR 364 nach W und SW sowie nach N ausdehnen und damit indianische Siedlungsgebiete, ja auch Schutzgebiete tangieren, erlitten und erleiden die Indianer sowohl physische als auch psychische Schäden. Neben gewaltsamen Zusammenstößen führen die Übertragung von Ansteckungskrankheiten, v. a. Grippe und Masern, Alkoholisierung, Prostitution, unter falschen Versprechungen herbeigeführte Versklavung zu Dienstleistungen sowie der Schock der Kontakte mit der Zivilisation, häufig verbunden mit dem Verlust der kulturellen Identität und wirtschaftlichen Unabhängigkeit zu verheerenden Folgewirkungen.

Die Gesamtproblematik und insbesondere die Diskontinuität der Erschließungspolitik für Amazonien wird am Beispiel des Aripuaña-Gebietes in NW-Mato Grosso deutlich, das aber noch in das südöstliche Rondônia hereinragt. 1969 wurde im Grenzgebiet zwischen Mato Grosso und Rondônia aufgrund von Gutachten der FUNAI (Fundaçao Nacional do Indio) ein „Nationalpark Aripuanã" vorgeschlagen und genehmigt sowie ein Reservat für die 1968 erstmals kontaktierten Cinta Larga-Indianer, aber auch für die Suruí, eingerichtet. Beide gehören zu den größten Stammesgruppen im Amazonasgebiet.

Kurze Zeit später ließen sich – z. T. aufgrund bereits früher erworbener Eigentumstitel – Viehzuchtgroßbetriebe und Bergbaugesellschaften nieder, deren Prospektoren die indianischen Siedlungsgebiete durchstreiften und die Bevölkerung verunsicherten. Zusätzlich drangen Gold- und Diamanten-Schürfer in das Cinta Larga-Reservat ein. Der Straßenbau (BR 174 in Richtung Aripuanã) brachte zusätzliche Probleme. Die gewaltsamen Zusammenstöße und die Gewaltakte gegen die Cinta Larga und Suruí wurden weithin bekannt.

Wenn auch Rondônia bisher im Gegensatz zu Südost- und Ost-Pará und dem Norden von Mato Grosso von dem massiven Eindringen nationalen und internationalen Großkapitals und seinen problematischen Konsequenzen im ökologischen, sozialen und ökonomischen Bereich verschont geblieben ist, so muß doch damit gerechnet werden, daß sich die aus anderen Regionen Brasiliens bekannten Prozeßabläufe an der „Frontier" wiederholen: Dies gilt insbesondere für die Verdrängung der Pionierbevölkerung durch die Verstärkung der Einflüsse kapitalstarker Großgrundbesitzer.

In vielen Teilregionen werden Isolation, mangelnde Infrastruktur, Abhängigkeit von Zwischenhändlern und fehlende Vermarktungsalternativen für Agrarprodukte sowie die Verschuldung durch fehlerhafte Verwendung von Agrarkrediten diesen Prozeß noch beschleunigen.

Von grundlegender Bedeutung für die Zukunft der Besiedlung Rondônias wird auch die Bekämpfung der Malaria sein, die höchste Verbreitungsraten erreicht und infolge des Auftretens resistenter Stämme von *Plasmodium falciparum* besonders schwer prophylaktisch zu behandeln ist. In den Hauptverbreitungsgebieten um Ariquemes und Jarú ist Malaria aufgrund der gesundheitlichen Schäden, aber auch aufgrund von Arbeitsausfall durch Erkrankung und damit Produktionsverlusten sowie durch finanzielle Einbußen infolge hoher Arzt- und Arzneikosten zu einem existentiellen Problem geworden.

Entscheidend für die ländliche Entwicklung in Rondônia wird auch sein, ob die eingerichteten und noch geplanten Versorgungszentren (NUAR), deren Einflußbereich 1 000 bis 1 200 Familien umfaßt, ihre Funktion erfüllen können, bzw. ob deren „administradores" zum Vorteil der Siedler politisches Geschick beweisen, oder ob sie das Schicksal der Agrovilas in der zentralörtlichen Konzeption der INCRA-Projekte an der Transamazônica ereilt (17).

Vieles am POLONOROESTE-Programm hat innovatorischen Charakter: die Betonung der integrierten ländlichen Entwicklung und die Schwerpunktsetzung auf die Unterstützung der Kleinbauern sowie zumindest der Versuch der stärkeren Beteiligung der Bevölkerung an Entscheidungen, auch beim Aufbau der NUAR.

Erste Ergebnisse der Untersuchung von M. Coy (18) zeigen, daß für große Teile der Bevölkerung das POLONOROESTE-Programm und seine Teilprojekte weiterhin „development from above" sind, d. h. von oben verordnet, und längst noch nicht die Bewußtseinsbildung über die Möglichkeiten einer effektiven Partizipation eingesetzt hat. In diesem Bereich überschneiden sich natürlich auch die Interessen der politischen Führung und die Aktivitäten kirchlicher Basisorganisationen, deren Auswirkungen von staatlicher Seite teilweise mit Mißtrauen zur Kenntnis genommen werden.

Bis 1988 sollen nach Angaben von INCRA (19) weitere 6 000 Familien in neuen Projekten angesiedelt werden. Hauptziel dieser von der Weltbank mitfinanzierten Projekte ist die auf der Grundlage detaillierter Geländeuntersuchungen geplante Anpassung an die natürlichen Gegebenheiten und die Entstehung agroforstwirtschaftlicher Landnutzungsmodelle. Dabei sollen als cash crops verstärkt Dauerkulturen wie Kautschuk (20), Guaraná, Ölpalme etc. angebaut werden (21), während der Kaffeeanbau durch Kredite nicht weiter gefördert werden soll. Auch die weitere Ausdehnung des Kakaoanbaus ist nicht geplant.

Es ist nicht nur für Rondônia, sondern auch allgemein für Amazonien, zu hoffen, daß sich die Siedlungs- und Wirtschaftsverhältnisse stabilisieren und die Entwicklungsprozesse in Rondônia damit nicht nur eine Durchlaufphase einer sich weiter nach Westen und Norden vorschiebenden Pionierfront sind.

3. Die Freihandelszone von Manaus: Industriezentrum als Entwicklungspol?

Bereits im Jahre 1967 wurde in und um Manaus eine Freihandelszone eingerichtet, die von einer vom Innenministerium eingesetzten Behörde, der SUFRAMA (Superintendência da Zona Franca de Manaus) verwaltet wird. Durch steuerliche Erleichterungen, insbesondere bei der Importsteuer, sollten der

weit im Landesinnern gelegenen Hauptstadt des Staates Amazonas und dem gesamten West-Amazonien neue wirtschaftliche Impulse gegeben werden.

Seit Anfang der 70er Jahre verlagerte sich der Schwerpunkt der Aktivität vom Handel auf die Industrie. Staatliche Subventionen, Zollfreiheit und eine Reihe steuerlicher Vergünstigungen ließen in der ersten Hälfte der 70er Jahre eine ganze Anzahl von Niederlassungen süd- und südostbrasilianischer Industriefirmen entstehen, die aber fast ausschließlich noch auf die Montage importierter ausländischer Halbfabrikate angewiesen waren. Die Einrichtung eines 1 600 ha großen Industrieparks mit sehr guten infrastrukturellen Voraussetzungen erwies sich neben den steuerlichen Anreizen und der Verfügbarkeit zahlreicher, allerdings größtenteils ungelernter, dafür aber billiger Arbeitskräfte als wesentlicher Standortfaktor.

Im Jahre 1975 wurde der Anteil der ausländischen Direktimporte drastisch verringert und vor allem in Brasilien hergestellte Teilprodukte nach Manaus geliefert. Die Zahl der Betriebe nahm aufgrund der staatlich geförderten Industrieentwicklung in den 70er Jahren schnell zu. Eine erstaunliche Branchendifferenzierung wurde erreicht und bis heute etwa 50 000 Arbeitsplätze im sekundären Sektor eingerichtet (s. Tab. 7). Aufgrund der finanziellen Vergünstigungen bei der Ansiedlung und beim Absatz der Produktion sind Industriebranchen führend vertreten, die in Manaus ansonsten keinerlei Standortvorteile – eher sogar Nachteile – besitzen würden. Dies gilt in besonderem Maße für die Elektroindustrie und die Produktion von Artikeln der elektronischen Unterhaltungsbranche wie Farbfernsehgeräte, Videokassetten, Magnetbänder, Radios, Plattenspieler, Tonbandgeräte, elektronische Taschenrechner und Registrierkassen sowie Uhren verschiedenster Typen. Mehr als 27% aller Industriebeschäftigten sind in dieser Branche tätig. Dazu kommen die Produkte der Fahrzeugindustrie (Motorräder, Fahrräder), der chemischen und Kunststoffindustrie. Nur die Holz- und z. T. die Nahrungsmittelindustrie basieren auf regionalen Rohstoffen.

	Vorhanden			im Aufbau		geplant (eingereichte Projekte)		Total		
Branche	Zahl der Betriebe	Arbeitskräfte	% Anteil	Zahl der Betriebe	Arbeitskräfte	Zahl der Betriebe	Arbeitskräfte	Zahl der Betriebe	Arbeitskräfte	% Anteil
Elektro-	30	11.229	27,5	1	35	7	2.304	38	13.568	27,6
Holz-	28	6.624	16,2	-	-	2	160	30	6.784	13,8
Textil-	8	4.342	10,6	-	-	-	-	8	4.342	8,8
Fahrzeug-	11	2.438	6,0	-	-	2	541	13	2.979	6,1
Nahrungsmittel-	14	2.153	5,3	-	-	-	-	14	2.153	4,4
Getränke-	7	1.462	3,6	-	-	2	268	9	1.730	3,5
Chemische-	11	1.423	3,5	1	41	3	257	15	1.721	3,5
Kunststoff-	9	1.083	2,7	1	170	2	867	12	2.120	4,3
Sonstige	68	10.081	24,6	7	1.307	17	2.426	92	13.814	28,0
Total	186	40.835	100,0	10	1.553	35	6.823	231	49.211	100,0

Tab. 7: Industriebetriebe und Beschäftigtenzahl in der Freihandelszone Manaus (Quelle: Angaben der SUFRAMA, Stand 1.1.1980)

Etwa 45% der Industriebetriebe der Freihandelszone konzentrieren sich im Industriepark in Manaus, dessen Aufnahmekapazität bereits erschöpft ist (s. Fig. 4). Ein zweiter Industriepark ist vorgesehen, dürfte sich jedoch aufgrund der allgemeinen Rezession nur sehr zögernd entwickeln.

Der künstliche Boom auf dem immer stärker exportorientierten Industriesektor in Manaus wirft natürlich zahlreiche Fragen auf, die auch für die Regionalentwicklung Amazoniens entscheidend sind. Diese betreffen nicht nur die Zukunftsperspektiven der Industrie nach Ablauf der Garantiefrist der steuerlichen Privilegien der Freihandelszone im Jahre 1997, sondern sie beziehen sich auch auf die Auftragslage der brasilianischen Industrie im allgemeinen. Die wirtschaftliche Baisse wirkt sich natürlich auch auf die Industrie in der Freihandelszone Manaus aus. Vieles wirkt auch heute noch als reine Montage, wenn auch mit hohem „nationalen" Anteil an Halbfertigprodukten. Die Situation der „verlän-

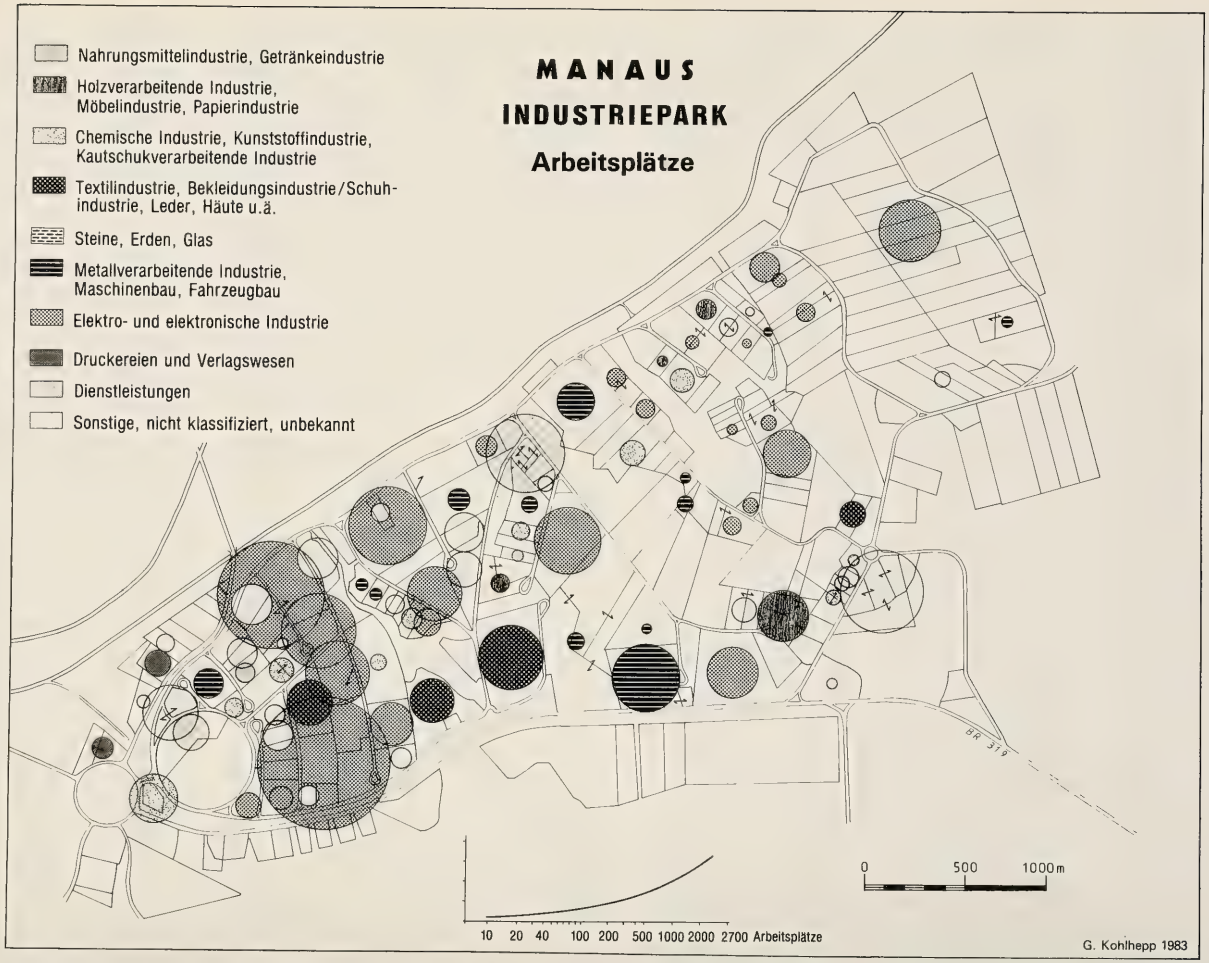


Fig. 4: Industriestruktur und Arbeitsplätze im Industriepark Manaus (Quelle: Eigene Kartierungen und Informationen von SUFRAMA im Sept. 1980)

gerten Werkbank" Manaus könnte sich bei Verstärkung der industriellen Krise Brasiliens durch Aufgabe von Produktionsstätten und Reduzierung der beträchtlichen Produktion (22) nachhaltig verschlechtern, zumal die von der Industrialisierungswelle angezogenen zahlreichen Zuwanderer keinerlei andere Beschäftigungsalternative besitzen und häufig auch nur für einen speziellen manuellen Montage-Teilprozeß vor Ort ausgebildet wurden.

Einen regionalen Entwicklungsimpuls konnte der Pol Manaus im zentralen und westlichen Amazonien nicht bewirken. Eher läßt sich eine starke Sogwirkung auf das Umland und eine verstärkte punktuelle Konzentration der wirtschaftlichen Entwicklung feststellen.

4. Das Großprojekt „Grande Carajás", eine problematische Konzeption zur Regionalentwicklung Ost-Amazoniens

Seit der Entdeckung der Eisenerzvorkommen in der etwa 550 km südwestlich von Belém gelegenen bis über 900 m hohen Serra dos Carajás im Jahre 1967 haben die Abbaumöglichkeiten dieser größten bekannten Lagerstätten hochwertiger Eisenerze (66% Fe-Gehalt) Politiker, Ökonomen und Planer zu äußerst optimistischen Aussagen über die Entwicklungsperspektiven der Region veranlaßt (23). Noch zur Amtszeit der Regierung Médici wurde ein gemeinsames Carajás-Projekt der Cia. Vale do Rio Doce (CVRD) und von U. S. Steel mit einem Investitionsbedarf von 900 Mio. US-$ konzipiert, wobei der Absatz von Eisenerz auf dem US-Markt, der Zugang zu internationalen Krediten und zum Know-how eine Rolle spielten. Nach dem geplanten Bau der Erzbahn und eines Tiefwasserhafens bei São Luís war bereits für 1978 der Export von 12 Mio. t Eisenerz pro Jahr vorgesehen, der bis 1985 auf 45 Mio. t gesteigert werden sollte. Nach langen Verhandlungen schied 1977 U. S. Steel aus dem Konsortium aus. Die Erschließungs- und Infrastrukturkosten sowie die sich immer stärker abzeichnende internationale Stahlkrise und die ausreichende Eisenerzgewinnung des Unternehmens am Cerro Bolívar in Venezuela dürften dabei ausschlaggebend gewesen sein.

Nachdem sich andere ausländische Partner, u. a. Nippon Steel, nicht zu einer Kooperation entschließen konnten, wurden die Eckdaten der Carajás-Pläne vom Ministerium für Bergbau und Energie zurückgenommen und die geplanten Gesamtinvestitionen mit 2 Mrd. US-$ – statt 3,5 in der Vorphase – angegeben (24).

Im Jahre 1978 entschloß sich dann die zu 80% staatseigene CVRD zur alleinigen Kostenübernahme.

Kurze Zeit später setzte die Entwicklung von einem Projekt des Eisenerzabbaus zu einem integrierten Gesamtplan für die Regionalentwicklung Ost-Amazoniens ein, der immer größere finanzielle Dimensionen annahm. Nach einem Kompetenzkonflikt im Bereich mehrerer Ministerien mit Überlegungen zur Einrichtung einer Superintendência, ja sogar eines eigenen Bundesstaats, schuf der brasilianische Präsident Figueiredo im November 1980 den „interministeriellen Rat" des „Programa Grande Carajás", der allen Bundesbehörden gegenüber weisungsbefugt ist.

Die neue Konzeption ist ein umfassender Entwicklungsplan für Ost-Amazonien und sieht ein Investitionsvolumen von 62 Mrd. US-$ in einem 10-Jahres-Zeitraum für die integrierte Inwertsetzung des mineralischen, hydroelektrischen, land- und forstwirtschaftlichen Potentials sowie für die Verkehrsinfrastruktur, v. a. für den Eisenerzabbau, und die Verhüttung vor. Die Planungsregion umfaßt eine Fläche von 900000 qkm in den Bundesstaaten Pará, Maranhão und Goiás.

Der Entschluß der brasilianischen Regierung, ein Projekt dieser Größenordnung zu planen, ist unter den aktuellen Gegebenheiten einer weltweiten Rezession auf dem Eisenerz- bzw. Eisen- und Stahlsektor sowie der Auslandsschulden Brasiliens in Höhe von fast 100 Mrd. US-$ nur schwer verständlich. Die staatlichen Überlegungen, durch sehr umfangreiche internationale Kredite das Projekt Grande Carajás finanzieren zu können, um dann auf der Basis der Inwertsetzung des natürlichen Potentials höchste Exporterlöse zu erzielen und damit den Abbau der internationalen Zahlungsverpflichtungen einzuleiten, ist in Brasilien nicht nur auf Skepsis, sondern auch auf heftigen Widerstand gestoßen, der sich in einer Flut von – z. T. auch polemischen – Publikationen äußert (25).

Das Gesamtprojekt wird sehr einschneidende Eingriffe in den Naturraum Ost-Amazoniens mit sich bringen, wobei einige Teilprojekte – wie etwa der Tucuruí-Stausee – schwierige ökologische Probleme aufwerfen.

Inzwischen hat die geologische Prospektion die Serra dos Carajás als eines der bedeutendsten Vorkommen mineralischer Rohstoffe erkannt. Kernstück der Planungen ist dabei weiterhin das Eisenerz-Projekt Carajás.

Die Bedeutung der engeren Carajás-Region wird aus folgenden Daten deutlich, die Vorkommen in einem nur etwa 3500 qkm großen Teilgebiet umfassen (s. dazu Fig. 5):

Erzvorkommen	Carajás (in Mio t)	Brasilien (in Mio t)	Anteil der Carajás-Vorkommen (in %)
Eisen	17.885	31.886	56
Kupfer	1.200	1.916	63
Mangan	60	452	13
Bauxit	48	4.700	1
Nickel	47	344	14
Zinn	0,037	0,15	16

Tab. 8: Mineralische Rohstoffvorkommen in der Serra dos Carajás und ihre Bedeutung für Brasilien (Quellen: CVRD, Dep. Nacional de Produção Mineral u. RIDLEY/KABA 1983)

Dazu kommen in der Planungsregion 52% (2,5 Mrd. t) der brasilianischen Bauxit-Reserven.

Das infrastrukturelle Rückgrat des gesamten Carajás-Projekts bildet die 890 km lange Eisenbahnlinie vom Eisenerzabbau in der Serra dos Carajás zum Tiefwasserhafen Ponta da Madeira bei São Luís, der für Schiffe bis 280 000 BRT ausgelegt wird. Bis August 1983 waren bereits 760 Mio US-$ durch die CVRD in den Bahnbau investiert worden. Im November 1983 wurden die ersten 213 km der Erzbahn eingeweiht, die als eingleisige Breitspurbahn gebaut wird und zahlreiche Brückenbauten – darunter über den Rio Tocantins – notwendig macht.

Mitte 1986 soll der Eisenerztransport in einer Größenordnung von 15 Mio t/Jahr beginnen und ab 1988 35 Mio t erreichen. Dies bedeutet, daß sich die Planungen zur Fertigstellung der Bahnstrecke um ein weiteres Jahr verschoben haben. Jeder Erzzug besteht aus drei Diesellokomotiven und 160 Waggons mit je 98 t Erz. Die Elektrifizierung der Strecke wird erst 1988 erfolgen; um diese Investition aus den Einkünften des Eisenerzexports zu bestreiten, entsteht am Endpunkt der Bahnstrecke in direkter Zuordnung zum Hafen ein Großterminal mit einer Lagerkapazität von 2,7 Mio t Erz.

Als Nebenstrecke ist eine 150-km-Abzweigung zu den Bauxit-Lagerstätten von Paragominas vorgesehen (siehe Fig. 5).

Insgesamt soll dieser Bahnlinie auch die Funktion einer Entwicklungsachse zukommen, entlang der sich insbesondere die landwirtschaftlichen Entwicklungsprojekte aufreihen sollen.

In der Serra Norte wird 1985 der Tagebau in 15 m hohen Galerien bei der mit N 4 bezeichneten Lagerstätte beginnen, deren Reserven mit 2,62 Mrd. t Erzen von 66,6% Fe-Gehalt sowie weiteren 0,56 Mrd. t mit 61,1% Fe-Gehalt angegeben werden (26). Der Gesamtinvestitionsbedarf des Eisenerzprojekts wird auf 4,9 Mrd. US-$ veranschlagt, wovon die CVRD bisher 3,6 Mrd. zusammenbringen konnte (27). Lieferverträge über 24,6 Mio t/Jahr wurden bereits mit sechs Ländern abgeschlossen (28). Infolge der weltweiten Rezession des Stahlmarktes werden sich die Eisenerzexporterlöse zunächst auf max. 2 Mrd. US-$/Jahr belaufen.

Während der Eisenerzabbau ja bereits seit Beginn der 70er Jahre eingeleitet und im Polamazônia-Programm 1974 verankert worden war (29) und jetzt in das Endstadium der sehr aufwendigen Vorbereitungsarbeiten tritt, ist der Abbau der übrigen Erzvorkommen noch nicht über das Planungsstadium

hinausgekommen. Die Regierung sieht dort die Förderung privatwirtschaftlicher Projekte vor, die durch die staatlichen Infrastruktur-Vorleistungen zweifellos sehr begünstigt werden.

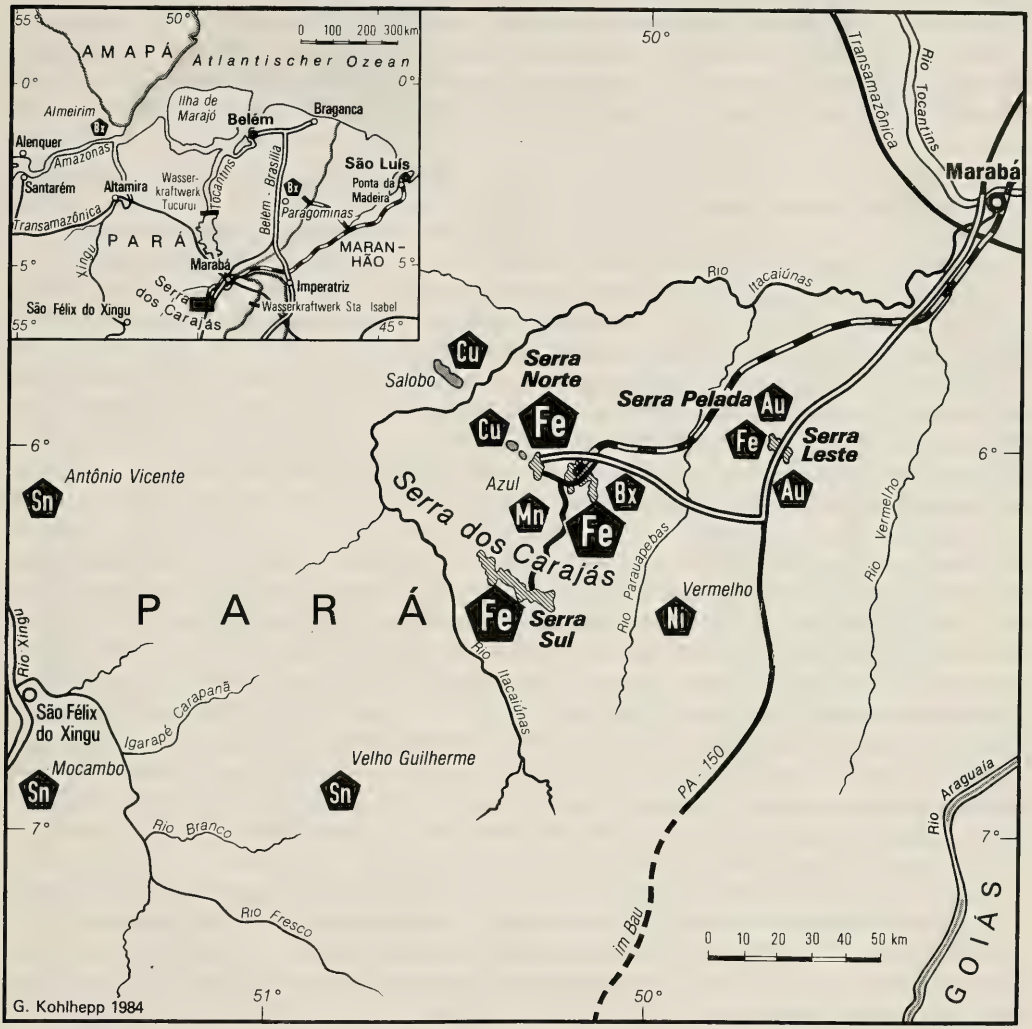


Fig. 5: Mineralische Rohstoffvorkommen in der Serra dos Carajás und Projektgebiet Grande Carajás (Quellen: Unterlagen der Cia. Vale do Rio Doce u. des Dep. Nacional de Produção Mineral do Min. das Minas e Energia)

Die großen Pläne der Errichtung von Hüttenwerken auf dem Stahl- und Aluminiumsektor werden zügig vorangetrieben. Die verkehrsgeographische Gunst von São Luís, der Hauptstadt des Staates Maranhão, hat den Ausschlag für den Standort eines Industrieparks gegeben. Dort ist an die Errichtung von Stahlwerken mit einer Kapazität von 10 Mio t/Jahr, an die Erzeugung von 5 Mio t Sinter aus Eisenerz und – in der ersten Phase – die Herstellung von 500000 t Aluminiumoxyd (Tonerde) und 100000 t Aluminium (Alumar) mit aus dem Rio Trombetas-Gebiet angeliefertem Bauxit gedacht (30). Für diese gigantischen Vorhaben sind Investitionen von 14 Mrd. US-$ nötig. Das Werk der Alumar (Alcoa/Shell) wird mit 1,5 Mrd. US-$ das größte jemals in Brasilien privat finanzierte Industrieprojekt sein.

Von besonderer Bedeutung in der Gesamtkonzeption von „Grande Carajás" wird auch der Aluminiumhüttenkomplex sein, der bei Barcarena, südwestlich von Belém, eingerichtet wird. Dort werden zwar nicht die Bauxitvorkommen der Serra dos Carajás oder der Region Paragominas verarbeitet, sondern die Belieferung mit dem Rohstoff Bauxit wird von den Lagerstätten der CVRD am Rio Trombetas, einem nördlichen Zufluß des Amazonas, sowie von Almeirim erfolgen. Der Standortvorteil des nur wenige Kilometer vom Rio Trombetas entfernten Bauxitabbaus ist die Möglichkeit des Bauxittransports mit Schiffen bis 50000 BRT auf dem Flußwege.

Der Aluminiumhüttenkomplex des Konsortiums Albras/Alunorte soll in Vila do Conde/Barcarena zur größten Aluminium-Produktion in Südamerika führen (31), die zu gleichen Teilen für den Binnenmarkt und den Export vorgesehen ist. Dabei sollen 800000 t Tonerde und – bis 1988 – 320000 t Aluminium produziert werden. Hierbei wird die NALCO (Nippon Amazon Aluminium Company), ein Konsortium japanischer Firmen, mit 49% beteiligt sein, das mit sehr günstigen Konditionen, vor allem im Energiebereich, einstieg.

Zur Sicherung der Energieversorgung der riesigen Industrievorhaben, v. a. der außerordentlich große Energiemengen benötigenden Aluminiumhütten (32), ist am Rio Tocantins ca. 300 km SSW von Belém das Wasserkraftwerk Tucuruí im Bau, das in seiner ersten Stufe eine Kapazität von 4000 MW haben wird, die im Endausbau auf 7960 MW nahezu verdoppelt werden soll. Tucuruí gehört zu den größten hydroelektrischen Kraftwerken der Erde, und der Tucuruí-Stausee von rund 200 km Länge steht mit einem Stauvolumen von 43 Mrd. m^3 weltweit an zweiter Stelle. Der Stau des Rio Tocantins soll in Kombination mit zukünftigen weiteren Kraftwerkbauten am Rio Araguaia die Schiffbarmachung des Araguaia-Tocantins auf einer Strecke von über 2000 km ermöglichen. Über die Versorgung der Industriekomplexe mit elektrischer Energie und die Elektrifizierung der Erzbahn hinaus wird Tucuruí auch Energie für die Millionenstadt Belém liefern, die bisher ausschließlich mit Wärmekraftwerken auf Mineralölbasis versorgt wurde.

Zunächst sollte die Bereitstellung elektrischer Energie für das Aluminiumhüttenwerk Barcarena in Eigenregie des japanisch-brasilianischen Konsortiums gewährleistet werden. Die japanische Seite erreichte jedoch – nach Halbierung der brasilianischen Kapazitätsplanungen für Albras/Alunorte – die Übertragung von Tucuruí auf die staatliche Eletrobrás und damit für die inzwischen auf ca. 5 Mrd. US-$ gestiegenen Investitionskosten für Tucuruí den Zugang zum internationalen Kapitalmarkt (33).

Die Problematik der Koordination der Maßnahmen im Rahmen dieser riesigen Vorhaben wird am Beispiel der Holzverwertung im Überflutungsgebiet des Tucuruí-Stausees deutlich. Das Holzvolumen des Aufstaubereichs von 2160 qkm wird auf 13,4 Mio m^3 geschätzt. Hiermit verband sich die Erwartung von 1,5 Mrd. US-$ Deviseneinnahmen (34). Der Firma Capemi, einer Holding der größten Privatversicherungsgruppe Brasiliens, wurde erst 1979 (Beginn der Tucuruí-Bauvorhaben bereits 1976) eine Fläche von 650 qkm zur Abholzung übertragen. Der auf diesem Sektor nicht erfahrenen Firma wurden im Hinblick auf die knappe Frist bis zum Aufstau außergewöhnliche Anreize gewährt, so u. a. die Verwertung der hochwertigen *Bertholletia excelsa*-Bestände. Bereits 1981 war abzusehen, daß die Firma durch unzureichende maschinelle Ausstattung und eine Holzverlustquote von 60% zur Einhaltung des Zeitplans außerstande war. Im August 1982 räumte der Planungsminister Delfim Netto ein, daß aufgrund einer fehlerhaften Stichprobe der Umfang der Holzbestände falsch bewertet worden sei und diese jetzt nur noch zum Teil verwertet würden (35). Es wird lediglich gelingen, ca. 10% des Holz-

volumens zu fällen. Mit 65 000 m^3 wurde bisher nur ein sehr kleiner Teil verlustreich veräußert (36). Insgesamt ging aufgrund des Scheiterns der Rodungsarbeiten der inzwischen in Konkurs gegangenen Firma Holz im Wert von über einer Milliarde US-$ verloren.

Die momentan im Bau befindlichen Großvorhaben beschäftigen einige 10 000 Arbeiter. Die Hüttenwerke, der Erzabbau und die Infrastruktureinrichtungen werden in Zukunft ebenfalls Zehntausende neuer Arbeitsplätze anbieten, v. a. in São Luís, Barcarena, Tucuruí und Serra Norte. Der Zustrom von Migranten in die städtischen Zentren hat zugenommen. So hat sich die Bevölkerungszahl von Tucuruí von 800 Einw. 1974 auf 56 000 im Jahre 1981 erhöht. Völlig neue Stadtteile oder Wohnsiedlungen sind entstanden. Auch in der Serra dos Carajás ist eine Arbeitersiedlung für ca. 4 000 Personen im Bau.

Die „Grande Carajás"-Konzeption wird für die Planer durch die vorgesehene Anbindung von land- und forstwirtschaftlichen Projekten zum integrierten regionalen Entwicklungsplan. Die Planungen auf dem Agrarsektor müssen jedoch mit großen Vorbehalten versehen werden. Inwieweit die Erzbahnlinie zur Entwicklungsachse wird, muß ebenso abgewartet werden.

Der propagierte weltmarktorientierte Anbau von Sojabohnen, Hirse und Mais, der Maniokanbau mit Einrichtung spezieller Anlagen zur Herstellung von Maniok-Pellets als Viehfutter, die geplanten Kautschuk-Plantagen auf 3 000 qkm Fläche, der energieorientierte Anbau von Zuckerrohr auf 24 000 qkm (!) Anbaufläche und das Jonglieren mit Dollar-Milliardenbeträgen der zu erwartenden jährlichen Einnahmen bestärken den Eindruck, daß sich der Hang zur Gigantomanie, der sich in den Bergbau-, Industrie- und Infrastrukturprojekten niederschlägt, nun auf den Agrarsektor ausgeweitet hat (37). Sicher vorauszusagen ist nur, daß schon durch einen Teil der Projekte aufgrund deren Flächengröße Hunderttausende von Posseiros von ihrem Besitz vertrieben werden, ganz abgesehen von den notwendigen Umsiedlungsaktionen von ca. 18 000 Familien, inkl. Indianern, durch Tucuruí und die Konsequenzen der Bergbau- und Industrieprojekte. Auch die Angaben über Rinderweidewirtschaft zur exportorientierten Fleischproduktion mit der Nutzung von 30 000 qkm für 300 je 100 qkm große Fazendas zu Rinderzucht und -mast und die Errichtung von 350 Agrovilas mit 800 000 direkt mit der Landwirtschaft befaßten und 166 000 damit indirekt verbundenen Arbeitsplätzen (38) scheinen – legt man bisherige Erfahrungen zugrunde – wenig realitätsnah zu sein. Wie die besitzrechtliche Situation der für die agrarische Flächennutzungsplanung vorgesehenen Areale geregelt werden soll, ist bisher nicht bekannt.

Zur Versorgung der Hüttenindustrien mit Holzkohle als Brenn- und Reduktionsmaterial erwarten die Planer einen Jahresbedarf von 25 Mio m^3 Holz. Während der Anfangsbedarf durch Einschlag der natürlichen Regenwaldbestände gedeckt werden wird, sollen für die zukünftige Versorgung umfangreiche Wiederaufforstungen von jährlich 1 800 qkm durchgeführt werden.

Von den zahlreichen Problemen, die mit den Großvorhaben verbunden sind, kann hier nur kurz auf den Tucuruí-Stausee eingegangen werden: Hauptproblem wird der Fäulnisprozeß der Vegetationsmasse des nur zu einem sehr geringen Teil gerodeten Regenwaldes sein. Wie schon beim Brokopondo-Stausee in Suriname besteht die Gefahr der Freisetzung toxischer Gase wie z. B. Schwefelwasserstoff und Methan beim Abbau der organischen Substanz. Neben der Geruchsbelästigung der anwohnenden Bevölkerung wird die Fischereiwirtschaft beeinträchtigt, und der erhöhte Säuregrad des Wassers kann zu Rostschäden im Turbinenbereich führen. Die extrem schnelle Ausbreitung der Wasserhyazinthe *(Eichhornia crassipes)* gefährdet nicht nur die geplante Schiffahrt auf dem Stausee, sondern kann auch zu Schäden und Verunreinigungen an den Filtern für den Turbinenschutz führen. Die genannten Probleme konnten in Brasilien bereits beim Curua Una-Stausee bei Santarem festgestellt werden.

So wird unter dem gegebenen Zeitdruck vor dem Aufstau bereits eine höchst problematische Maßnahme diskutiert: Die Anwendung von Entlaubungsmitteln. Gegen die Benutzung dieser stark toxisches Dioxin enthaltenden Mittel hat der brasilianische Staatssekretär für Umweltfragen Nogueira Neto erfolgreich protestiert. Eine Entlaubungsaktion hat allerdings bereits entlang der etwa 800 km langen Trasse für die neue Hochspannungsleitung Marabá-Mojú stattgefunden und 150 km südlich

von Belém zu Todesfällen, Vergiftungssymptomen und anderen Erkrankungen sowie zum Verlust zahlreicher Rinder und Kleintiere geführt (39).

Der Tucuruí-Stausee wird auch für die Malaria übertragende *Anopheles* und für Wasserschneckenarten, die die Schistosomiasis auf den Menschen übertragen, optimale Lebensbedingungen bieten, so daß für die Region schwerwiegende tropenmedizinische Konsequenzen zu befürchten sind.

An den Großprojekten des ,,Programa Grande Carajás" hat sich eine vehemente öffentliche Kritik in Brasilien entzündet (40). Gerade in Zeiten wirtschaftlicher Rezession wirken die mit ungeheuren Investitionen verbundenen Versuche, mit starker Steigerung der Exporte die Auslandsschulden zu verringern, wie ein circulus vitiosus. Die übermäßige Projektdimensionierung in allen Teilbereichen wird aufgrund der notwendigen Kreditaufnahme und den hohen Zinssätzen bei nicht preislich garantierter Absatzsituation der erwirtschafteten Projekte zu einer immer stärkeren finanziellen Auslandsabhängigkeit führen.

Angesichts der finanziellen Restriktionen, die die Wirtschaftslage Brasilien aufzwingt, ist bereits der gesamte zeitliche Rahmen und damit der Ablauf der integrierten wirtschaftlichen Entwicklungsmaßnahmen des Carajás-Projekts fraglich geworden. Dies bedeutet, daß die geplanten positiven Auswirkungen auf die Regionalentwicklung heute erhebliche Zweifel aufwerfen. Die Steigerung der Konzentration des Grundbesitzes, die Vertreibung und auch die indirekte Verdrängung von kleinbäuerlichen Posseiros und damit die Verschärfung der besitzrechtlichen Auseinandersetzungen werden zunehmen. Der Grundnahrungsmittelsektor wird in den Planungen stark vernachlässigt. Außerdem wird die Mobilität der ländlichen Bevölkerung zunehmen und infolge der Sogwirkung der Städte zu einem beschleunigten, ungeordneten Wachstum der städtischen Zentren mit allen negativen Folgewirkungen führen.

Schlußbetrachtung

Wird der in Brasilien schon als ,,Delirium der Großprojekte" (41) bezeichnete Entwicklungsprozeß der Inwertsetzung Amazoniens als Siedlungs- und Wirtschaftsraum die baldige Vernichtung der tropischen Regenwälder bringen?

Die Satellitenbildauswertungen des IBDF (42) zeigen zwar, daß bis 1978 auf die Gesamtfläche Amazoniens bezogen nur geringe Prozentsätze der natürlichen Regenwaldvegetation vernichtet wurden. Sie beweisen aber auch, daß die Zunahmeraten der Entwaldung außerordentlich hoch sind. So nahm die Waldvernichtung z. B. in einer Untersuchungsregion von 10% der Fläche von Amazônia Legal in Ost-Amazonien von 1978 bis 1979 um 43% zu. Die Entwaldung belief sich insgesamt auf eine Fläche von 7,1% der Gesamtfläche der Region. In einigen Teilgebieten wurden Werte von fast 30% erreicht.

Die jüngsten Arbeiten von Fearnside (43) weisen nach, daß der Entwaldungsprozeß äußerst schnell voranschreitet. Dies sei – in Ermangelung allerneuester Gesamtdaten – nur am Beispiel des Staates Mato Grosso dokumentiert, von dessen 880000 qkm großer Fläche bis 1980 53300 qkm entwaldet wurden. Es ist aber nicht so sehr der Prozentsatz von 6,1%, der hier auffällt, sondern der Zeitvergleich: Bis 1975 betrug die vernichtete Waldfläche 1,15% der Staatsfläche, bis 1978 waren es 3,12% und 1980 wurde bereits 6,1% erreicht. Dies bedeutet fast eine Verdopplung des Anteils binnen zwei Jahren oder allein in Mato Grosso die Vernichtung von 25000 qkm tropischer Regenwälder zwischen 1978 und 1980 (Fearnside 1984, S. 44/45). Für das gesamte Amazônia Legal dürften dies in diesem Zeitraum über 50000 qkm sein. Der Prozeß schreitet inzwischen weiter schnell voran. Dieser Waldvernichtung, deren Werte sich fast exponentiell steigern, muß dringend Einhalt geboten werden. Sie wird alle sinnvollen Planungen der Erhaltung von Indianerparks, Reservaten oder Waldreserven, wie sie in Figur 6 zusammengefaßt sind, zunichte machen.

Brasilien läuft der Abtragung seiner Auslandsschulden fast hoffnungslos hinterher. Auch die Exploration Amazoniens wird notgedrungen hierfür eingesetzt. Es bedarf nicht nur in Brasilien größter Anstrengungen, diese verhängnisvolle Entwicklung zu bremsen, sondern auch der Einsicht der Industrie-

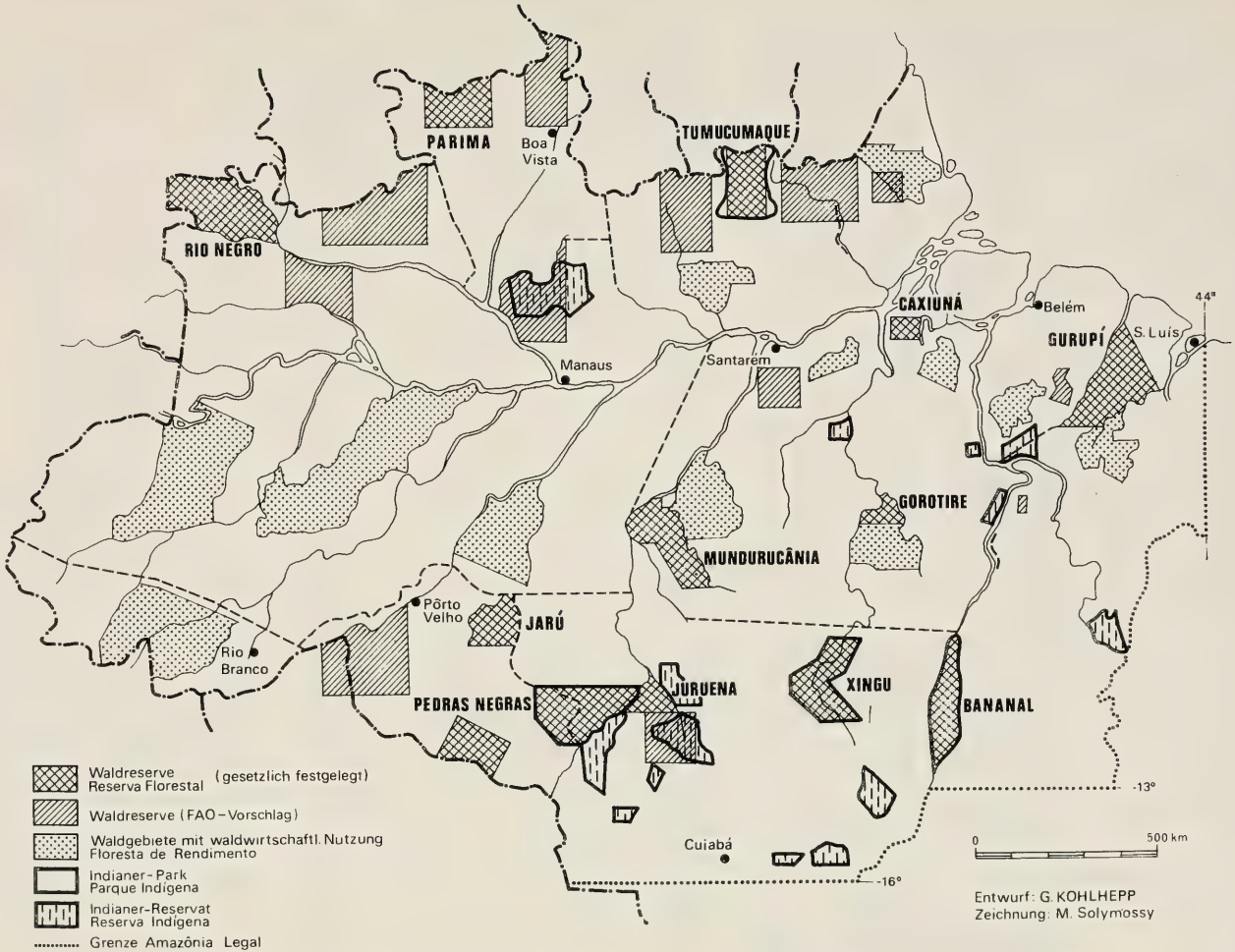


Fig. 6: Planungskonzeption der Waldreserven und Indianer-Schutzgebiete in Amazonien (Quellen: Offizielle Unterlagen von SUDAM, INCRA, FUNAI, Min. do Interior, IBDF)

länder. Die ungebremste Kostenexplosion der Großprojekte, gerade auch in Amazonien, bringt Brasilien an den Rand des finanziellen Ruins. Besonders tragisch ist dabei, daß die beschriebenen Prozeßabläufe der Nutzung Amazoniens als Siedlungs- und Wirtschaftsraum der brasilianischen Bevölkerung und v. a. auch den Bewohnern Amazoniens kaum Verbesserungen ihrer Lebenssituation gebracht haben.

Anmerkungen

(1) Siehe dazu die ausführlichen Literaturangaben in KOHLHEPP 1983a, S. 192 ff.
(2) Heutige Bundesstaaten Amazonas, Pará, Acre, Rondônia sowie die Bundesterritorien Amapá und Roraima.
(3) Bei den statistischen Angaben der Tab. 1 ist die indianische Bevölkerung, deren Zahl um die Jahrhundertwende noch beträchtlich größer als die der weißen Bevölkerung der Region war, nicht eingerechnet.
(4) Diese sog. Randgebiete umfassen den Süden und Osten der Planungsregion, d. h. Mato Grosso, Nord-Goiás und West-Maranhão.
(5) Das Programa Integrado de Desenvolvimento do Noroeste do Brasil (Integriertes Entwicklungsprogramm für Nordwest-Brasilien) wurde im Mai 1981 vom brasilianischen Bundespräsidenten Figueiredo durch Dekret verkündet.
(6) Das POLONOROESTE-Programm ist das erste Weltbank-Projekt im brasilianischen Amazonasgebiet und steht in seiner Entwicklungskonzeption der seit 1973/74 von Brasilien gesteuerten Strategie der Förderung von landwirtschaftlichen Großbetrieben entgegen (s. dazu MAHAR 1982). – Zur Problematik der Grundbedürfnisstrategie vgl. KOHLHEPP 1983b.
(7) „Sistema Agrícola para o Pequeno Produtor" (vgl. SEAG-RO 1980)
(8) Die Asphaltierungsarbeiten der BR 364 sollen noch 1984 abgeschlossen werden. Die Verkehrsverhältnisse auf den äußerst schwierigen sandigen Streckenabschnitten zwischen Cuiabá und Vilhena sind prekär und erforderten für die 750 km lange Strecke in der Regenzeit bis zu 3 Wochen! – Zur Finanzierungsfrage siehe BANCO MUNDIAL 1981, Relatório No. 3512-BR vom 30. 10. 1981.
(9) Frdl. Informationen meines Mitarbeiters, Herrn Dipl.-Geogr. M. COY, auf der Basis von Angaben der Secretaria do Planejamento de Rondônia und des Centro de Triagem e Encaminhamento dos Migrantes.
(10) Nach Angaben in SEPLAN-RO 1983. – Der Anteil der ländlichen Bevölkerung betrug 53%.
(11) So zeigt eine Untersuchung der von Januar bis April 1978 nach Rondônia gekommenen Migranten, daß 46,8% der Altersgruppe zwischen 14 und 25 Jahren angehörten (Angaben des Innenministeriums in Brasília 1978).
(12) Von den in den ersten 4 Monaten 1978 nach Rondônia gekommenen Migranten der Altersgruppe 14–25 Jahre waren 71,7% in Paraná geboren. Bei der Altersgruppe 26–39 Jahre nur 17,8%, bei den über 40jährigen gar nur noch 10,5%.
(13) Zu diesem Verdrängungsprozeß vgl. u. a. MARTINE 1982, MARTINS 1982, 1983, VELHO 1982, 1984.
(14) Die Ergebnisse einer 1980 vom Verf. durchgeführten Stichprobenbefragung im Projekt Ouro Prêto daß die Migranten aus Paraná und Espírito Santo zu 46 bzw. 49% einen eigenen Betrieb besaßen, die Nordestinos nur zu 17%.
(15) Diese Angaben basieren auf Befragungen von M. COY im Februar 1984 in Zentral-Rondônia.
(16) Seit August 1983 ist Rolim de Moura Munizip. Die gleichnamige Stadt besitzt heute, 4 Jahre nach der Gründung, bereits ca. 20000 Einwohner.
(17) Siehe dazu KOHLHEPP 1978.
(18) Die in Bearbeitung befindliche Dissertation von M. COY behandelt die Problematik der Entwicklungsplanung und der Interessenkonflikte an der Pionierfront in Rondônia.
(19) Vgl. MEAF-INCRA-CEER 1984.
(20) Dabei muß jedoch betont werden, daß es nach den bisherigen Erfahrungen in Amazonien zweifelhaft ist, ob die durch *Microcyclus ulei* verursachte Pilzkrankheit bei *Hevea brasiliensis* erfolgreich bekämpft werden kann.
(21) WORLD BANK 1983, Report Nr. 4424-BR, 26. 9. 1983.
(22) Bereits 1980 wurden in Manaus über 1 Million Farbfernsehgeräte hergestellt. (Nach: Interior, Revista bimestral do Ministério do Interior, **8**, 42, 1982, S. 7).
(23) Siehe dazu u. a. MINISTERIO DAS MINAS E ENERGIA 1981, BANCO ITAÚ o. J.
(24) PINTO 1982, S. 75 ff.

(25) So u. a. FASE 1982, IBASE 1983, KLEIN 1982, LEAL 1982, PINTO 1982, Materialien der CNDDA sowie eine Flut von Berichten in seriösen brasilianischen Tageszeitungen und Nachrichtenmagazinen.
(26) BERNARDELLI 1982, S. 28ff.
(27) Davon wurden 1,87 Mrd. US-$ von bras. Seite aufgebracht, während 1,77 Mrd. Auslandskredite sind, darunter mit 600 Mio US-$ der bisher größte Kredit der EG (RIDLEY/KABA 1983, S. 52).
(28) Japan wird dabei mit 10 Mio t vor der BR Deutschland mit 5,95 Mio t der größte Abnehmer sein (nach Angaben in: FASE 1982, S. 23).
(29) Vgl. hierzu SUDAM 1976 sowie KOHLHEPP 1971 und 1977.
(30) In der Endstufe Ende der 80er Jahre soll die vier- bis fünffache Produktion erreicht werden (siehe dazu MINISTERIO DAS MINAS E ENERGIA 1981, PINTO 1982, BANCO ITAÚ u. a.).
(31) PINTO 1982, S. 78.
(32) Der Aluminiumhüttenkomplex in Barcarena wird allein 5% des gesamten heutigen Energieverbrauchs Brasiliens benötigen.
(33) Die Zinszahlungen für Tucuruí werden sich bis weit in die 90er Jahre hinziehen und jährlich allein 300 Mio US-$ erfordern (PINTO 1982, S. 16)
(34) Nach Veja Nr. 757 vom 9.3.1983, S. 109.
(35) SEPLAN 1982, S. 6ff. – Der vom IBDF aufgrund einer Luftbildauswertung angegebenen Schätzung der Holzreserven standen die Angaben europäischer Experten gegenüber, die das Holzvolumen des Abholzungsgebietes auf nur 22% der vom IBDF angegebenen Menge bezifferten (nach: Isto é, São Paulo, 23.3.1983).
(36) Die brasilianische und internationale Presse hat über die Betriebspraktiken und den Konkurs der Firma ausführlich berichtet.
(37) Nur in diesem Sinne können die vom MINISTERIO DAS MINAS E ENERGIA 1981 genannten Daten interpretiert werden.
(38) Angaben des Innenministeriums 1983 in: Interior, **9**, 43, 1983, S. 30–36.
(39) Veja Nr. 797 vom 14.12.1983, S. 41/42. – Auch für die Vernichtung der Wasserhyazinthen auf dem Brokopondo-Stausee in Suriname waren Entlaubungsmittel verwendet worden, die die Nahrungsgrundlage des Sees vergifteten.
(40) Siehe dazu u. a. die Streitschrift der FASE 1983.
(41) In: Isto é, São Paulo, 28.7.1982.
(42) CARNEIRO 1982, Relatórios 1 u. 2. – Siehe dazu auch TARDIN 1979 u. 1980.
(43) FEARNSIDE 1979, 1982, 1983, 1984.

Literatur

BANCO ITAÚ, S. A. (Hrsg.) (o. J.): Greater Carajás Program. A challenge for all segments of Brazilian society. – o. O.

BANCO MUNDIAL 1981: Relatório de Avaliação. Brasil. Programa Integrado de Desenvolvimento do Noroeste do Brasil. Projeto de Desenvolvimento Agrícola e Proteção Ambiental. – Relatório no. **3512b-BR.** 30.10.1981. – Washington, D. C.

BEISIEGEL, R. et al. 1973: Geologia e Recursos Minerais da Serra dos Carajás. – Revista Brasileira de Geociências, **3**, 4: 215–242

BERETTA, P. L. 1974: Manaus: polo dello sviluppo economico dell'Amazzonia. – Rivista Geografica Italiana (Firenze) **81**, 1: 39–76

BERNARDELLI, A. L. (Hrsg.) 1982: Província mineral de Carajás-Pará. – Belém (= Sociedade Brasileira de Geologia/Núcleo Norte. Anexos aos Anais do I Simpósio de Geologia da Amazônia).

CARNEIRO, C. MARX RIBEIRO (coord.) 1982: Programa de monitoramento da cobertura florestal do Brasil. – Convênio IBDF/SUDAM, Relatórios Nr. 1 u. 2. Belém.

COELHO, M. C. N. u. COTA, R. G. 1982: Carajás: Processo decisório e impacto espacial. – In: COELHO, M. C. N. u. BARBOSA, J. L. (Org.): Amazônia: Problemas e Impasses. – Rio de Janeiro 1982, 103–118 (= Boletim Carioca de Geografia, **32**).

FASE (Hrsg.) 1982: Carajás. A exploração e a pilhagem na Amazônia. – Belém.

FEARNSIDE, Ph. M. 1979: The development of the Amazon rain forest: priority problems for the formulation of guidelines. – Interciência, **4**, 6: 338–343

— — 1982: Deforestation in the Brazilian Amazon: how fast is it occurring? – Interciência, **7**, 2: 82–88

— — 1983: Land-use trends in the Brazilian Amazon region as factors in accelerating deforestation. – Environmental Conservation, **10**, 2: 141–148

— — 1984: A floresta vai acabar? – Ciência hoje. Edição especial: Amazônia 1984, **2**, 10: 43–52

HECHT, S. B. 1981: Deforestation in the Amazon Basin: magnitude, dynamics and soil resource effects. – Studies in Third World Societies, **13**: 61–108

IANNI, O. 1979: Colonização e contra-reforma agrária na Amazônia. – Petrópolis.

IBASE (Instituto Brasileiro de Análises Sociais e Econômicas) 1983: Carajás: O Brasil hipoteca seu futuro. – Rio de Janeiro.

IBGE (Instituto Brasileiro de Geografia e Estatística) 1971: Sinopse preliminar do Censo Demográfico. Brasil 1970. – Rio de Janeiro.

IBGE 1981: Sinopse preliminar do Censo Demográfico. Brasil 1980. – Rio de Janeiro.

KLEIN, O. et al. 1982: Salvar Carajás. – Pôrto Alegre.

KLEINPENNING, J. M. G. u. S. VOLBEDA 1982: Recent changes in population size and distribution in the Amazon Region of Brazil. – 44th Internat. Congress of Americanists, Manchester, Sept. 1982 (Manuskript 55 S.).

KOHLHEPP, G. 1971: Junge Entwicklungen im Eisenerzbergbau und Eisenerzexport Brasiliens. – In: Beiträge zur Geographie Brasiliens. Heidelberger Geogr. Arb. **34**: 59–81

— — 1975: Agrarkolonisation in Nord-Paraná. Wirtschafts- und sozialgeographische Entwicklungsprozesse einer randtropischen Pionierzone Brasiliens unter dem Einfluß des Kaffeeanbaus. – Heidelberger Geogr. Arb. **41**; Wiesbaden.

— — 1977: Bergbaustandorte im östlichen Amazonasgebiet. Entwicklungspole oder Orte temporärer Extraktion mineralischer Rohstoffe? – Frankfurter Wirtschafts- und Sozialgeogr. Schriften **26**: 239–273

— — 1978: Siedlungsentwicklung und Siedlungsplanung im zentralen Amazonien. Gedanken zum zentralörtlichen System „Agrovila-Agrópolis-Rurópolis". – Frankfurter Wirtschafts- u. Sozialgeogr. Schriften **28**: 171–191

— — 1979: „Operation Amazonien". Zur Planungskonzeption und Raumordnung der staatlichen und privaten Entwicklungsvorhaben in Nordbrasilien. – In: Lateinamerika-Studien 4. Aktuelle Perspektiven Brasiliens. München: 245–280

— — 1983a: Amazonien – Entwicklung wohin? Zur Problematik regionaler Entwicklungsstrategien und räumlicher Erschließungsprozesse. – Spixiana (München) Supplement **9**: 179–196

— — 1983b: Interessenkonflikte in der lateinamerikanischen Agrarproduktion. Grundnahrungsmittelerzeugung contra Energiepflanzenanbau und Exportproduktion. – Mitt. d. Geograph. Ges. München, **68**: 141–173

— — 1983c: Problems of dependent regional development in Eastern Paraguay. – Applied Geography and Development (Tübingen), **22**: 7–45

LEAL, A. L. 1982: O Caso Albrás-Alunorte. Os primeiros impactos sociais de um pólo metalúrgico na Amazônia. – Ciências da Terra, **2**, 5: 49–56

MAHAR, D. J. 1979: Frontier development policy in Brazil: A study of Amazonia. – New York.

— — 1982: Instituições internacionais de empréstimo público e o desenvolvimento da Amazônia Brasileira: a Experiência do Banco Mundial. – Revista de Administração Pública (Rio de Janeiro), **16**, 4: 23–38

MARTINE, G. 1982: Expansão e retração do emprego na fronteira agrícola. – Revista de Economia Política, vol. **2/3**: 53–76

MARTINS, José de Souza 1982: Expropriação e violência. A questão política no campo. – São Paulo.

— — 1983: Os camponeses e a política no Brasil. As lutas sociais no campo e seu lugar no processo político. – Petrópolis.

MEAF-INCRA-CEER 1984: Diagnóstico fundiário do Estado de Rondônia. – Pôrto Velho.

MINISTERIO DA AGRICULTURA 1983: Programa Grande Carajás. Versão preliminar. – Brasília, **6** vol.

MINISTÉRIO DAS MINAS E ENERGIA (Hrsg.) 1981: Programa Grande Carajás. o. O.

PINTO, L. F. 1982: Carajás. O ataque ao coração da Amazônia. Rio de Janeiro, 2. Aufl. (= Coleção nossos dias. Vol. 2).

RIDLEY, R. STARR u. A. F. KABA 1983: Brazil battles the jungle to mine Carajás minerals. – World Mining, Jan. **1983**: 50–57

SALATI, E. et al. 1983: Amazônia: desenvolvimento, integração e ecologia. – São Paulo.

SEAG-RO 1980: Sistema Agrícola para o Pequeno Produtor. Vol. 1: Introdução, marco conceitual e operativo do programa. – Pôrto Velho.

SEPLAN (SECRETARIA DE PLANEJAMENTO DA PRESIDÊNCIA DA REPÚBLICA) (Hrsg.) 1982: Rumo ao Norte: A Abertura de uma Nova Etapa do Desenvolvimento. – Brasília.

SEPLAN-RO 1983: Anuário Estatístico de Rondônia 1982. – Pôrto Velho.
STERNBERG, R. 1982: Hydroelectric energy, repressed demand and economic change in Amazonia. – Paper presented at 10th Meeting of The Latin Amrican Studies Association. Washington, D. C. March 1982 (MS 19 S.).
SUDAM 1976: Polamazônia. Carajás. – Belém, 2. Aufl.
TARDIN, A. T. dos SANTOS et al. 1979: Levantamento de áreas de desmatamento na Amazônia Legal através de imagens de satélite Landsat. – São José dos Campos, S. P. (INPE).
— — 1980: Subprojeto desmatamento. Convênio IBDF/CNPq-INPE 1979. – São José dos Campos, S. P. (INPE).
VALVERDE, O. (coord.) 1979: A organização do espaço na faixa da Transamazônica. Vol 1. – Rio de Janeiro.
VELHO, O. 1982: Sociedade e agricultura. – Rio de Janeiro.
— — 1984: Porque se migra na Amazônia. – Ciência hoje, **2**, 10: 34–39
WORLD BANK 1983: Staff Appraisal Report. Brazil. Northwest Region Development Program. Phase III: New Settlements Project. Report no. 4424-BR. 26. 9. 1983. – Washington, D. C.

Anschrift des Autors:
Prof. Dr. Gerd Kohlhepp,
Geographisches Institut der Universität,
Hölderlinstr. 12, D-7400 Tübingen 1

SPIXIANA	Supplement 10	159–160	München, 1. November 1984	ISSN 0343-5512

Tropische Regenwälder
– eine globale Herausforderung –

Von **Wolfgang Engelhardt**

Unsere Generation hat bereits mehr als 50% der ursprünglich vorhandenen tropischen Regenwälder der Erde vernichtet. Das darf uns nicht gleichgültig lassen, denn dieser Lebensraum beherbergt auf weniger als 10% der Landfläche unserer Erde mindestens die Hälfte aller Arten von Lebewesen; nach neuesten Schätzungen etwa 30 Mio. Arten. Die tropischen Regenwälder sind die bedeutendste genetische Ressource der Welt. Seit kurzem wissen wir, daß diese organische Vielfalt eine Anpassung an die geringe Verfügbarkeit von Nährstoffen darstellt. In den tropischen Regenwäldern herrscht Mangel an Nährstoffen im Boden, Wärme und Wasser sind dagegen im Überfluß vorhanden.

Die tropischen Regenwälder werden von den Nationen, in deren Territorien sie wachsen, immer stärker genutzt. Gegenwärtig verschwinden etwa 11 Millionen Hektar pro Jahr, durchschnittlich also 1300 ha in jeder Stunde!

Die jährlichen Verluste entsprechen fast der Hälfte der Fläche der Bundesrepublik.

Die Nutzung zielt hauptsächlich auf die Gewinnung von Acker- oder Weideland ab, oftmals jedoch auf hierfür ungeeigneten Standorten, die nach wenigen Jahren aufgegeben werden müssen und dann der Erosion oder bestenfalls der Vergrasung anheimfallen.

Die Edelholznutzung verwertet häufig nur einen geringen Anteil (ca. 5%) der gefällten Bäume. Die Verbraucher sind fast ausschließlich Japan, die USA und Europa.

Während in Wüstenrand- und Gebirgsregionen die Übernutzung der Baumbestände, meist zur Brennholzgewinnung, die Zerstörung der fruchtbaren Bodenkrume zwangsweise nach sich zieht, spielt die kommerzielle Holznutzung im Regenwald häufig die Rolle des Wegbereiters für nachfolgende shifting cultivation. Es besteht auch die Gefahr der Entwertung und Verarmung der Wälder, wenn Holzkonzessionäre sich über waldbauliche Regeln hinwegsetzen, die zur Nachhaltigkeit forstlicher Bewirtschaftsformen beachtet werden müssen.

Die Entwicklung zeitigt globale Auswirkungen.

Unersetzlich ist der Verlust genetischer Ressourcen, deren Auswirkungen wir heute gar nicht abzuschätzen vermögen und den selbst ein weltweites Netz von Genbanken nicht ausgleichen könnte.

Gewaltig sind die Auswirkungen der Erosion, namentlich in bergigem Gelände – und der Bodendegradation.

Unzureichend sind die Kenntnisse über die Möglichkeiten zur Regeneration degradierter Böden tropischer Regenwaldzonen. Menschenalter reichen nach heutigem Wissen dafür nicht aus!

Unklar ist, ob regionale und globale Folgen der großflächigen Regenwaldvernichtung für Wetter und Klima in menschlichen Lebensspannen wieder rückgängig gemacht werden können.

Unbegrenzt lassen sich Regenwälder mit ihrer Mannigfaltigkeit an Mikroorganismen, Pflanzen und Tieren sicher nicht nutzen. Ihre Erneuerungsrate liegt um mehrere Größenordnungen niedriger als die gegenwärtige Vernichtungsrate.

Daraus ergibt sich das globale Dilemma des tropischen Regenwaldes. Bei der Fortführung der derzeitigen Trends wird der größte Teil der Regenwälder schon zur Jahrtausendwende unwiederbringlich verloren sein.

Rasches Handeln ist erforderlich

1. Drosselung der Waldvernichtung für extensive landwirtschaftliche Nutzung zugunsten der Intensivierung produktiver Flächen.
2. Verminderung der Edelholzimporte der Industrieländer, soweit diese nicht aus Plantagen stammen.
3. Erforschung, Einführung und Kontrolle nachhaltiger forstlicher Waldnutzungsformen, auch unter Einbeziehung agroforstlicher Systeme.
4. Sicherung hinreichend großer Reservate der Primärwaldflächen nach biogeographischen und genetischen Kriterien.
5. Überprüfung laufender und geplanter Projekte auf ihre Umweltverträglichkeit, wozu besonders auch die Ressourcenerhaltung zählt. Einstellung oder Änderung schädlicher Projekte.
6. Steuerung der Entwicklungshilfe nach Maßstäben, die auch die ökologischen Auswirkungen der Projekte berücksichtigen.
7. Gemeinsame Bemühungen von Ursprungs- und Verbraucherländern zur langfristigen Erhaltung der tropischen Regenwälder als gemeinsames Erbe der Welt.

Anschrift des Autors:
Prof. Dr. W. Engelhardt,
Generaldirektion der Staatlichen Naturwissenschaftlichen Sammlungen Bayern
Menzinger Str. 71, D-8000 München 19

INHALT – CONTENTS

		Seite
LENGL, S.:	Vorwort	3
Die Charta von München (1983). Tropische Regenwälder – Eine globale Herausforderung –		5
SEIBERT, P.:	Die Vegetation des tropischen Regenwaldes	13– 33
REICHHOLF, J.:	Die Tierwelt des tropischen Regenwaldes	35– 45
FITTKAU, E. J.:	Tropischer Regenwald – Die Zusammenhänge	47– 54
WEISCHET, W.:	Die klimatischen und ökologischen Bedingungen des Fortbestehens des immergrünen tropischen Regenwaldes	55– 76
LUTZENBERGER, J.:	Tropische Regenwaldgebiete heute	77– 83
BINSACK, R.:	Problematik und Folgen von Ackerbau und Viehzucht im tropischen Regenwald	85– 96
LAMPRECHT, H.:	Problematik und Folgen der forstlichen Nutzung tropischer Regenwälder	97–101
HEIM, F. G.:	Problematik und Folgen der Nutzung tropischer Regenwälder – Alternativen –	103–106
FURTADO, J. I.:	The status of tropical forests in South East Asia	107–113
PENTANG, M. N.:	Die Situation des tropischen Regenwaldes in Afrika	115–122
MEDINA, E.:	Zur Situation des Entwaldungsprozesses in den amerikanischen Tropen	123–129
KOHLHEPP, G.:	Der tropische Regenwald als Siedlungs- und Wirtschaftsraum. Am Beispiel jüngster Entwicklungsprozesse im brasilianischen Amazonasgebiet.	131–157
ENGELHARDT, W.:	Tropische Regenwälder – eine globale Herausforderung –	159–160

1
S76ls
NH

SPIXIANA

Zeitschrift für Zoologie

Beiträge zur Systematik der Chironomidae, Diptera

Herausgegeben
von
E. J. Fittkau
Schriftleitung F. Bachmaier

SMITHSONIAN
MAY 29 1986
LIBRARIES

Zoologische Staatssammlung München

SPIXIANA	Supplement 11	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

SPIXIANA

ZEITSCHRIFT FÜR ZOOLOGIE

herausgegeben von der

ZOOLOGISCHEN STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN

SPIXIANA bringt Originalarbeiten aus dem Gesamtgebiet der Zoologischen Systematik mit Schwerpunkten in Morphologie, Phylogenie, Tiergeographie und Ökologie. Manuskripte werden in Deutsch, Englisch oder Französisch angenommen. Pro Jahr erscheint ein Band zu drei Heften. Umfangreiche Beiträge können in Supplementbänden herausgegeben werden.

SPIXIANA publishes original papers on Zoological Systematics, with emphasis on Morphology, Phylogeny, Zoogeography and Ecology. Manuscripts will be accepted in German, English or French. A volume of three issues will be published annually. Extensive contributions may be edited in supplement volumes.

Redaktion – Editor-in-chief
Priv.-Doz. Dr. E. J. FITTKAU

Schriftleitung – Managing Editor
F. BACHMAIER

Manuskripte, Korrekturen und Besprechungsexemplare sind zu senden an die

Manuscripts, galley proofs, commentaries and review copies of books should be adressed to

Redaktion SPIXIANA
ZOOLOGISCHE STAATSSAMMLUNG MÜNCHEN
Münchhausenstraße 21, D-8000 München 60

SPIXIANA – Journal of Zoology
published by
The State Zoological Collections München

Beiträge zur Systematik der Chironomidae, Diptera

Herausgegeben
von
E. J. Fittkau
Schriftleitung F. Bachmaier

Zoologische Staatssammlung
München, 1985

Gesamtherstellung: Gebr. Geiselberger, Altötting

INHALT – CONTENTS

		Seite
FITTKAU, E. J.:	Vorwort – Foreword	5– 6
SAETHER, O. A.:	The females of *Compteromesa oconeensis* Saether, 1981, and *Prodiamesa olivacea* (Meigen, 1818) (syn. *Trichodiamesa autumnalis* Goetghebuer, 1926, n. syn.) (Diptera, Chironomidae, Prodiamesinae)	7– 13
SAETHER, O. A.:	A review of *Odontomesa* Pagast, 1947 (Diptera, Chironomidae, Prodiamesinae)	15– 29
SAETHER, O. A.:	*Trichochilus*, a new genus of Orthocladiinae (Diptera, Chironomidae)	31– 36
SAETHER, O. A.:	The imagines of *Mesosmittia* Brundin, 1956, with description of seven new species (Diptera, Chironomidae)	37– 54
SAETHER, O. A.:	*Diplosmittia carinata* spec. nov. from Michigan (Diptera, Chironomidae)	55– 57
SAETHER, O. A.:	A review of the genus *Rheocricotopus* Thienemann & Harnisch, 1932, with the description of three new species (Diptera, Chironomidae)	59–108
WILLASSEN, E.:	A review of *Diamesa davisi* Edwards and the *davisi* group (Diptera, Chironomidae)	109–137
ARMITAGE, P. D.:	A new species of the genus *Limnophyes* Eaton from S. E. England (Diptera, Chironomidae)	139–142
ASHE, P.:	A larval diagnosis for the subfamily Buchonomyiinae and the genus *Buchonomyia* with a description of the 1st instar larva of *Buchonomyia thienemanni* Fittkau (Diptera, Chironomidae)	143–148
MURRAY, D. A. and P. ASHE:	A description of the adult female of *Buchonomyia thienemanni* Fittkau and a re-assessment of the phylogenetic position of the subfamily Buchonomyiinae (Diptera, Chironomidae)	149–160
HIRVENOJA, M.:	New species of the genera *Cricotopus* v. d. Wulp and *Paratrichocladius* Santos Abreu from Himalaya (Diptera, Chironomidae)	161–166
CHAUDHURI, P. K. and R. K. DEBNATH:	Two new species of *Paramerina* Fittkau from India (Diptera, Chironomidae)	167–171
REISS, F.:	Die panamarikanisch verbreitete Tanytarsini-Gattung *Skutzia* gen. nov. (Diptera, Chironomidae)	173–178

Reiss, F. and J. E. Sublette: *Beardius* new genus with notes on additional Pan-American taxa (Diptera, Chironomidae) 179–193

Murray, D. A. and E. J. Fittkau: *Hayesomyia* a new genus of Tanypodinae from the Holarctic (Diptera, Chironomidae) 195–207

Fittkau, E. J. and D. A. Murray: *Radotanypus* a new genus of Tanypodinae from the Nearctic (Diptera, Chironomidae) 209–213

Buchbesprechung 215

VORWORT

Vor 25 Jahren, am 22. April 1960, starb August Thienemann nach einem wissenschaftlich überaus erfolgreichen Leben. Er ist nicht nur der Vater der modernen Limnologie, er war es auch, der Anfang unseres Jahrhunderts versuchte, der damaligen Chironomidenforschung eine zeitgemäße Richtung zu verleihen. Man kann auch sagen, er hat die moderne Chironomidenforschung begründet. Er war der erste, der die große ökologische Bedeutung der Chironomiden in den aquatischen Ökosystemen erkannte und nicht müde wurde zu betonen, daß Gewässeruntersuchungen ohne Berücksichtigung der Chironomiden fragmentarisch bleiben. Als Thienemann mit seinen ersten Quell- und Bachuntersuchungen 1907 begann, war diese Gruppe der Dipteren in Mitteleuropa sehr viel weniger bekannt, als z. B. die einheimischen Käfer zu Zeiten Linnés. Die Imagines der Chironomiden hatten bis dahin den klassischen Entomologen, der seine Objekte genadelt und trocken aufbewahrt, nicht begeistern können. Es hat sich auch sehr viel später, erst zu unserer Zeit, herausgestellt, daß es eines erheblichen methodischen Aufwandes bedarf, um jene in der Regel nur nach sachgemäßer Präparation unter dem Mikroskop erkennbaren Strukturen beurteilen zu können, die zur Abgrenzung der Arten und zum Verständnis der Systematik dieser artenreichen Insekten notwendig sind. Inzwischen wissen wir, daß man zu diesem Verständnis nicht mehr allein die Kenntnis der Imagines eines Taxons, sondern vielmehr auch deren Metamorphosestadien, insbesondere die Larven, kennen muß. Thienemann hatte sich zwar um die Erforschung gerade der Metamorphosestadien bemüht, letztlich ging es ihm dabei aber nur um die taxonomische Zuordnung der Organismen, um den Aufbau limnischer Biozönosen analysieren zu können. Aus dieser Notwendigkeit heraus hatte er selbst begonnen, und seine Schüler wurden in hohem Maße auch dazu angehalten, Larven und Puppen der Chironomiden zu züchten und zu beschreiben. Dieses Bemühen brachte wiederum Imaginalmaterial den Entomologen Kieffer und Goetghebuer, den seinerzeit dominierenden Spezialisten der Chironomiden, was deren Aktivitäten erheblich steigerte.

Thienemann war es trotz nahezu 50jährigem Bemühen nicht vergönnt, die Chironomiden Mitteleuropas so zu kennen, daß er sie ökologisch oder biogeographisch hätte befriedigend beurteilen können. Die Zahl der Arten war zu groß, die Zahl derer, die sich ernsthaft mit ihrer Erforschung beschäftigten, blieb zu gering.

Seit dem Tode Thienemanns hat die Chironomidenforschung neue Dimensionen erhalten. Die Trennung in Imaginal- und Larvalsystematik, die sich aus der „Plöner Schule" entwickelt hatte, ist überwunden worden. Eine verfeinerte morphologische Analyse, ergänzt durch zytologische und biochemische Methoden, hat Möglichkeiten zur schärferen Artabgrenzung erbracht und auch die Voraussetzung für modernes phylogenetisches Arbeiten mit Chironomiden geliefert. Zudem hat das weltweite Aufblühen limnologischer Forschung dazu beigetragen, daß man sich in vielen Ländern dem Studium dieser bis dahin meist völlig vernachlässigten Tiergruppe widmen kann. Im Jahre 1960 wurden etwa 10 Arbeiten zur Systematik der Chironomiden veröffentlicht. Derzeit werden so viele spezielle Chironomidenmanuskripte vorgelegt, daß es Schwierigkeiten macht, sie in den einschlägigen Zeitschriften unterzubringen. Die Herausgabe dieses Supplementbandes soll etwas Abhilfe schaffen. Dem Norwegischen Forschungsrat sei an dieser Stelle dafür gedankt, daß er mit einer Druckbeihilfe zu dieser Veröffentlichung beigetragen hat.

Inzwischen darf der Grundstock der holarktisch verbreiteten Chironomiden als taxonomisch gut erfaßt gelten. Dennoch gibt es in Europa und in Nordamerika noch weiterhin in großer Zahl neue Arten und Gattungen zu beschreiben und zu revidieren, d. h. Basiswissen für faunistisch ökologisches Arbeiten bzw. für das Verständnis der Systematik und Phylogenie der Chironomiden heranzuschaffen. Die hier vorgelegten Arbeiten sprechen deutlich genug dafür. Darüber hinaus sind wir auch noch weit da-

von entfernt, die Ökologie der bereits bekannten Arten und deren Verbreitung zu kennen. Nur ausnahmsweise ist es möglich, die Art im Larvenstadium zu erkennen. Bei hinreichender Kenntnis der Larven sollte dieses möglich sein. Genauer gesagt haben auch wir das Ziel Thienemanns, die Larven eines limnischen Ökosystems umfassend artlich ansprechen zu können, noch nicht erreicht. Der Schwerpunkt zukünftiger Chironomidenforschung sollte es sein, hier weiterzukommen. Ein wichtiger Schritt auf diesem Weg ist die Erarbeitung eines verbindlichen Gattungskonzepts, das den derzeit im Erscheinen begriffenen „Keys and diagnoses" der „Chironomidae of the Holarctic region" zugrunde liegt. Die Mehrzahl der in diesem Sonderband der Spixiana veröffentlichten Beiträge widmen sich dieser Aufgabe. Sobald dieses umfassende taxonomische Wissen zusammengefaßt vorliegt, wird es in Zukunft sehr viel leichter möglich sein, die Chironomiden auch der anderen, meist noch sehr unzureichend bekannten biogeographischen Regionen zu bearbeiten: Gute Aussichten für die Chironomidenforschung ein Vierteljahrhundert nach dem Tode ihres Begründers.

Ernst Josef Fittkau

SPIXIANA	Supplement 11	7–13	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

The females of Compteromesa oconeensis Saether, 1981, and Prodiamesa olivacea (Meigen, 1818) (syn. Trichodiamesa autumnalis Goetghebuer, 1926, n. syn.)

(Diptera, Chironomidae, Prodiamesinae)

By Ole A. Saether

Museum of Zoology, Bergen, Norway

SAETHER, O. A. (1985): The females of *Compteromesa oconeensis* Saether, 1981, and *Prodiamesa olivacea* (Meigen, 1818) (syn. *Trichodiamesa autumnalis* Goetghebuer, 1926, n. syn.) (Diptera, Chironomidae, Prodiamesinae). – Spixiana, Suppl. 11: 7–13.

The female of *Compteromesa oconeensis* is described for the first time. In addition to the hairy wings it can be separated from other Prodiamesinae by the large, rounded gonocoxite and the clearly divided tergite IX carrying a small anal point. The female shows a close relationship with *Odontomesa* Pagast. Some variation in the male of *C. oconeensis* is given. The female holotype of *Trichodiamesa autumnalis* Goetghebuer is examined and shown to be a junior synonym of *Prodiamesa olivacea.* The females of *P. olivacea* are redescribed.

Prof. Ole A. Saether, Museum of Zoology, University of Bergen, N-5000 Bergen, Norway

The monotypic genus *Compteromesa* Saether with the single included species *C. oconeensis* Saether was recently described from South Carolina (SAETHER 1981: 193). Later the collector, Mr. P. L. Hudson, sent me additional material including 8 males and 4 females. The genus stands out among the Prodiamesinae on the basis of its fully haired wings. However, *Trichodiamesa autumnalis,* described by GOETGHEBUER (1926: 46) on a single female, was said to possess hairy wings. While the male of *Compteromesa* could be distinguished from the other genera of Prodiamesinae in a number of features, *Trichodiamesa* appeared like a *Prodiamesa* Kieff. with hairy wings (SAETHER 1981: 195). A re-examination of the type of *T. autumnalis* and a comparison with females of *Prodiamesa* and *Compteromesa* thus seemed desirable.

Methods and morphology

The mounting procedure used is outlined by SAETHER (1969: 1). The general terminology follows SAETHER (1980). The measurements are given as ranges followed by a mean when four or more measurements are made, followed by the number measured in parentheses (n).

Compteromesa Saether, 1981: 193

Generic diagnosis

Male imago as in SAETHER (1981: 194). (In additon the distinct elongate humeral pit shown in the female (Fig. 1 A) also is present in the male, but was not visible in the holotype in which the scutum was mounted in dorsal view. Also MCu is more variable making the distance at which it reaches M basad of RM sometimes slightly longer, sometimes slightly shorter than its own length.)

Female imago as in male with the following exceptions and additions:

Antenna with 6 flagellomeres, pedicel with 2 setae, flagellomeres 1–5 each with 1 pair of sensilla chaetica, flagellomere 6 with about 20 sensilla chaetica. Frontal setae occasionally present. Palp with 7–8 sensilla clavata at apex of third segment. Coronal suture incomplete. Wing membrane with numerous setae; setae present in most cells, also in cell r and in cell m basad of MCu. Several relatively long but thin sensilla chaetica present in basal third of hind metatarsus. Gonocoxite very large and rounded, with several setae. Tergite IX rather weak, divided, with setae; with a median weak triangular anal point with a few setae. Gonapophyses VIII divided. Ventrolateral lobe brushlike, with long microtrichia. Dorsomesal lobe large but low. Apodeme lobe indistinct, covered by ventrolateral lobe. Gonapophyses IX about as long as the parallel-sided rami. Labia with weak microtrichia. Coxosternapodeme well developed, simply curved, but with undulations in sclerotization. Seminal capsules ovoid, microtrichia few and very weak. Spermathecal ducts with bends and loops, slightly widened before separate openings. Postgenital plate triangular. Cercus pediform, normal.

Systematics

The female of *Compteromesa* conforms well with the females of the other genera of Prodiamesinae (SAETHER, 1977: 73) and possesses the most important synapomorphy of the subfamily, the parallel-sided rami (SAETHER, 1977: 31, trend 6). Gonocoxite IX, however, is even better developed than in the other genera, and tergite IX is better divided and possesses an anal point. The female genitalia mostly resemble *Odontomesa* Pagast (1947: 502). Most likely *Compteromesa* and *Odontomesa* are sister genera forming the sister group of *Prodiamesa* and *Monodiamesa* Kieff. combined. The remaining genus, *Trichodiamesa* Goetgh., is shown below to be a junior synonym of *Prodiamesa*.

Compteromesa oconeensis Saether, 1981: 195

(Fig. 1)

Male imago (n = 8)

The species was described from a single male. Variation in some measurements are as follows:

Wing length 2.10–2.38, 2.19 mm. AR 1.22–1.39, 1.30. Last flagellomere 624–709, 662 μm long. Dorsocentrals 18–23, 20; prealars 4–9, 6. Squama with 9–17, 12 setae. Sensilla chaetica 0–3, 1 at 0.30–0.36, 0.32 of hind metatarsus. Ninth tergum with 27–37, 33 setae including 3–8, 5 at apex of anal point.

Female imago (n = 4, except when otherwise stated)

Total length 3.36–3.78, 3.56 mm. Wing length 2.19–2.31, 2.27 mm. Total length/wing length 1.46–1.61, 1.57. Wing length/length of profemur 2.37–2.42, 2.39. Coloration brown.

Head: AR 0.35–0.39 (3). Flagellomere lengths (micrometers): 56–75, 67; 60–64, 61; 71–81, 74; 72–92, 86; 71–90, 83; 128–143 (3). Temporal setae 10–12, 11; including 0–1, 0 frontals; 3–4, 3 inner verticals; 3–5, 4 outer verticals; and 3–4, 3 postorbitals. Clypeus with 25–35, 31 setae. Tentorium 169–184, 177 μm long; 34–41, 37 μm wide. Stipes 150–169, 158 μm long; 56–69, 63 μm wide. Palp lengths (mi-

crometers): 49–56, 53; 56–68, 61; 184–195, 186; 146–167, 161; 210–251, 231. Coronal suture incomplete, 45–68, 56 μm long.

Thorax (Fig. 1A): Antepronotum with 2–5, 3 lateral setae. Humeral pit conspicuous, narrow but long and winding. Dorsocentrals 26–30, 27 biserial, acrostichals 7–9, 8; prealars 8–9, 8; supraalar 1. Scutellum with 22–28, 24 setae.

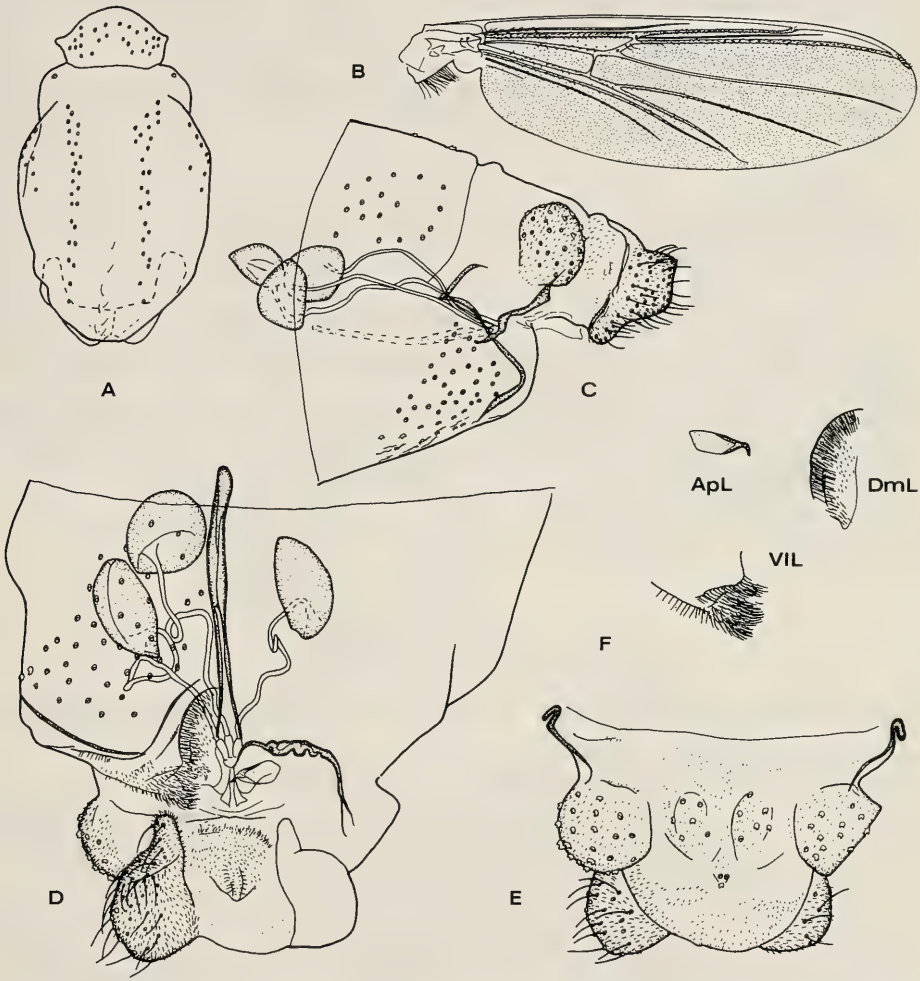


Fig. 1. *Compteromesa oconeensis* Saeth., female imago. – A. Thorax, lateral view. – B. Wing. – C–F. Genitalia; C. Lateral view; D. Dorsal view; E. Ventral view; F. Lobes of gonapophysis VIII (VlL, ventrolateral lobe; ApL, apodeme lobe; DmL, dorsomesal lobe).

Wing (Fig. 1B): VR 1.06–1.10, 1.09. MCu 113–120, 118 μm long; 71–83, 78 μm from RM. Extended part of costa 75–83, 80 μm long. Brachiolum with 2; Sc with 36–53, 43; extended part of costa with 13–15, 14 nonmarginal; R with 60–68, 63; R_1 with 92–102, 97; R_{4+5} with 116–166, 144; RM with 2–6, 4; M with 8–17, 14; M_{1+2} with 95–115, 105; M_{3+4} with 72–95, 82; Cu with 27–43, 34; Cu_1 with 40–56, 49; vannal fold with 55–95, 70; and An with 63–77 (3) setae. Cell r with 2–4, 3; m basad of MCu with 20–38, 29; cell r_{4+5} with more than 600; and cells m_{1+4}, m_{3+4} and an each with more than 400 setae. Squama with 15–20, 17 setae.

Legs. Spur of front tibia 45–53, 49 μm long; spurs of middle tibia 54–56 μm (2) and 45–49, 47 μm long; of hind tibia 75–86, 79 μm and 41–53, 48 μm long. Width at apex of front tibia 54–60, 57 μm; of middle tibia 60–68, 63 μm; of hind tibia 68–71, 69 μm. Comb of hind tibia with 9–11, 10 setae; shortest seta 34–38, 36 μm long; longest seta 49–68, 58 μm long. Sensilla chaetica 9–10 (2) at 0.10–0.14 (2) to 0.22–0.35 (2) of hind metatarsus. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	907– 992, 952	1096–1181,1143	936 (1)	454 (1)	345 (1)	227 (1)	123 (1)
p_2	907– 964, 933	907– 973, 937	491–506,493	255–274,259	198–217,203	132–146,136	85–104,96
p_3	992–1068,1026	1167–1266,1209	662–709 (2)	369–387 (2)	302–321 (2)	175–189 (2)	104–113 (2)

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.85 (1)	2.57 (1)	2.14 (1)	2.4 (1)
p_2	0.52–0.54,0.53	3.29–3.46,3.41	3.69–3.84,3.80	1.9–2.6,2.2
p_3	0.56–0.57 (2)	2.97–3.01 (2)	3.26–3.29 (2)	2.2–3.4 (2)

Abdomen. Number of setae on tergites I–VIII as: 50–68, 57; 62–88, 75; 42–72, 62; 49–71, 64; 37–66, 58; 34–60, 46; 46–56, 51; 36–48, 43. Number of setae on sternites I–VIII av: 0; 4–9, 7; 10–24, 19; 18–32, 26; 24–41, 35; 42–50, 47; 48–63, 55; 65–93, 81.

Genitalia (Fig. 1 C–F): Gonocoxite with 25–29, 27 setae. Tergite IX with 12–16, 14 setae including 3–4 (2) on anal point. Cercus 116–146, 129 μm long. Seminal capsule 77–86, 82 μm long; 62–69, 65 μm wide. Notum 101–118, 110 μm long.

Material examined: 8 ♂♂, 4 ♀♀, seep-small stream, Issaquena Forest, Clemson Univ., Pickens Co., South Carolina, U.S.A., 18/4/81, leg. P. L. Hudson.

Prodiamesa Kieffer, 1906: 37

Type-species: *Diamesa praecox* Kieffer, 1900 (= *Chironomus olivaceus* Meigen, 1818), by original designation

Trichodiamesa Goetghebuer, 1926: 45, syn. nov.
Type-species: *Trichodiamesa autumnalis* Goetghebuer 1926: 46 by orig. des.

The holotype of *Trichodiamesa autumnalis* Goetghebuer, 1926: 46 was examined. It was covered with loose setae on the wings and the thorax from some other insect, but none of the setae were attached to the wing membrane. The description by GOETGHEBUER (1926) thus is in error and the species fits into *Prodiamesa* in all details.

The species according to size and chaetotaxy appears to be identical to *P. olivacea,* the female of which has been described in some details in Russian by RODOVA (1969). However, since Rodova gives very few measurements and the description is in Russian a redescription of *P. olivacea* and a comparison with *T. autumnalis* was deemed necessary. The specimens of the two species were identical except for some minor details and *T. autumnalis* is shown to be a junior synonym of *P. olivacea.*

Prodiamesa olivacea (Meigen, 1818)
(Fig. 2)

Trichodiamesa autumnalis Goetghebuer, 1926: 46, syn nov.

Female imago (n = 3 except when otherwise stated)

Total length 6.10–7.10 mm. Wing length 4.39–4.62 mm. Total length/wing length 1.35–1.56. Wing length/length of profemur 2.68–2.94. Coloration light brown with dark brown vittae and markings.

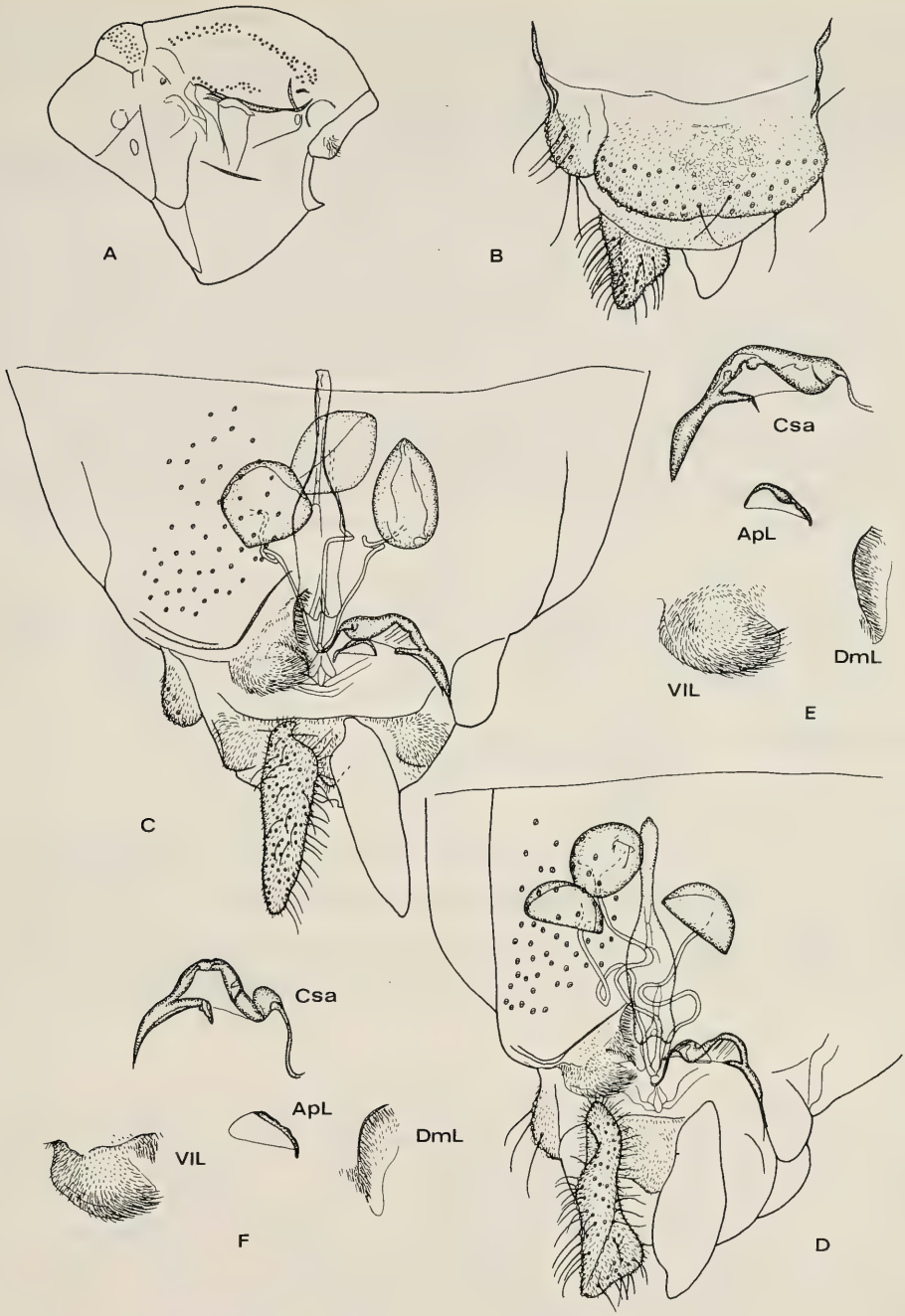


Fig. 2. *Prodiamesa olivacea* (Meig.), female imago. – A. Thorax. – B–F. Genitalia; B. Dorsal view; C–D. Ventral views holotype of *Trichodiamesa autumnalis* Goetgh. (C) and of female from Hardangervidda (D); E–F. Coxosternapodeme (Csa) and lobes of gonapophysis VIII (VlL, ventrolateral lobe; ApL, apodeme lobe; DmL, dorsomesal lobe) of holotype of *T. autumnalis* (E) and of female from Hardangervidda (F).

Head. AR 0.34–0.38. Flagellomere lengths (micrometers): 169–180, 98–105, 116–120, 98–109, 150–195. Pedicel with 4 setae. Temporal setae 21–27, including 1–3 frontals, 7–10 inner verticals, 6–11 outer verticals, and 4–6 postorbitals. Clypeus with 45–56 setae. Tentorium 304–323 μm long, 49–60 μm wide. Stipes 293–308 μm long, 98–124 μm wide. Palp lengths (micrometers): 90–101, 113–124, 225–281, 266–300, 364–544. Coronal suture incomplete, 60–79 μm long.

Thorax (Fig. 2 A): Antepronotum with 14–21 lateral setae. Humeral pit elongate, consisting of several circular pits. Dorsocentrals 52–64 in 2–4 rows, acrostichals absent, prealars 18–21, supraalar 1. Prescutellum with depression or pit. Scutellum with 60–68 setae.

Wing. VR 0.99–1.00. MCu 180–206 μm long, 98–124 μm from RM. Extended part of costa 51–62 μm long. Brachiolum with 16–17 sensilla coeloconica at base, 3–5 below setae and 13–14 at apex, 1 at base of subcosta, 1 at base of R_1, anf 1 at base of R_{2+3}. Brachiolum with 5–8, costal extension with 3–8 non-marginal, R with 33–45, R_1 with 48–61, and R_{4+5} with 47–59 setae. Squama with 51–62 setae.

Legs. Spur of front tibia 98–116 μm long, spurs of middle tibia 94–98 μm and 92–94 μm long, of hind tibia 108–131 μm and 98–101 μm long. Width at apex of front tibia 94–109 μm, of middle tibia 109–113 μm, of hind tibia 116–120 μm. Comb of hind tibia of 14 setae, shortest seta 49 μm (2) long, longest seta 94–98 μm long. Sensilla chaetica 28–30 (2) at 0.08–0.11 (2) to 0.26–0.28 (2) of metatarsus of middle leg, 39–42 at 0.09–0.10 to 0.28–0.30 of metatarsus of hind leg. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	1517–1713	1924–2158	1478–1736	774–845	563–680	352–481	223–258
p_2	1666–1853	1783–1971	821– 914	446–481	352–387	188–233	176–199
p_3	1760–1900	2194–2487	1114–1290	669–704	493–563	246–305	211–235

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.77–0.80	2.48–2.60	2.23–2.37	1.6–2.5
p_2	0.46–0.47	3.45–3.74	4.08–4.20	1.9–2.0
p_3	0.51–0.52	3.07–3.14	3.40–3.55	1.8–2.0

Abdomen. Number of setae on tergites I-VIII as: 128–140 (2), 150–158, 95–140, 84–96, 82–110, 60–112, 75–155, 101–129. Number of setae on sternites I–VIII as: 0, 10–13, 42–44, 37–64, 59–84, 60–103, 85–139, 65–114.

Genitalia (Fig. 2B–F): Gonocoxite with 17–20 setae. Tergite IX with indication of division, with 52–60 setae. Cercus 225–270 μm long. Seminal capsule 124–146 μm long, 79–109 μm wide. Notum 176–184 μm long.

Remarks

The only differences which could be significant between the holotype of *T. autumnalis* and the other female *P. olivacea* are found in the shorter ultimate flagellomere, the longer ultimate palpal segment and in the somewhat differently sclerotized coxosternapodeme. Although there are differences in a number of other measurements, the differences between the other two females are equally large or larger. However, as shown by Michailova (1977, 1980) and Makarchenko (1982) there are at least two species closely related to *P. olivacea, P. bureschi* Michailova and *P. levanidovae* Makarchenko and there may be more sibling species. The slight differences in the female genitalia could indicate that *T. autumnalis* not is conspecific with the examined females. These females, however, are from the Norwegian high mountains, and are likely to differ slightly from *P. olivacea* of a Central European population. There is thus little doubt about the synonomy of the two species.

Material examined: 1♀, holotype of *Trichodiamesa autumnalis* Goetghebuer, 1926: 46, Ballange (Malmedy), Belgium, 21/9/23 (22/9 in publication), G. Severin (R. I. Sc. N. B. 18.073); 2♀♀, 880–900 m. a. s. l., Viveli, Eidfjord, Hardangervidda, 21/7 and 24/8/67, T. Nielsen and E. S. Holmefjord.

Acknowledgements

I am indebted to Mr. P. L. Hudson, Great Lakes Fishery Lab., Fish and Wildlife Service, Ann Arbor, Michigan, for the specimens of *Compteromesa oconeensis;* to Dr. P. Grootaert, Institut Royal des Sciences Naturelles de Belgique, Bruxelles, for the loan of the type of *Trichodiamesa autumnalis;* and to my wife Mrs. Unni G. Saether for doing the illustrations and the typing of the manuscript. Financial support was provided by a grant from the Norwegian Research Council.

References

GOETGHEBUER, M. 1926: Une espèce nouvelle du groupe *Diamesa* (Chironomide). – Encycl. ent. Sér. B.-II, Diptera **3:** 45–47

KIEFFER, J. J. 1900: Observations sur le groupe *Chironomus* avec description du quelques espèces nouvelles. – Annls Soc. ent. Fr. **68:** 821–830

— — 1906: Diptera Fam. Chironomidae. – Genera Insect. **42:** 1–78

MEIGEN, J. W. 1818: Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. Erster Teil. – Aachen

MAKARCHENKO, E. A. 1982: Novyi vid *Prodiamesa* Kieff. (Diptera, Chironomidae) iz basseina reki Amur (A new species of the genus *Prodiamesa* Kieff. (Diptera, Chironomidae) from the Amur river basin) – Zool. Zh. **61:** 305–307

MICHAILOVA, P. 1977: Karyotaxonomische Charakteristik der *Prodiamesa olivacea* Meigen und *Prodiamesa bureschi* sp. n. (Diptera, Chironomidae). – Zool. Beitr. **3:** 387–404

— — 1980: Cytotaxonomic features of species of the subfamily Orthocladiinae (Diptera, Chironomidae) from Bulgaria. – Genetica **52/53:** 263–266

PAGAST, F. 1947: Systematik und Verbreitung der um die Gattung *Diamesa* gruppierten Chironomiden. – Arch. Hydrobiol. **41:** 435–596

RODOVA, R. A. 1969: Samki khironernid III. *Prodiamesa olivacea* Meig. (Diptera, Chironomidae) (Chironomid females III.) – Inf. Byull. Inst. Biol. vnutr. Vod **3:** 27–30 (In Russian)

SAETHER, O. A. 1969: Some Nearctic Podonominae, Diamesinae, and Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae). – Bull. Fish. Res. Bd Can. **170:** 1–154

— — 1977: Female genitalia in Chironomidae and other Nematocera: morphology, phylogenies, keys. – Bull. Fish. Res. Bd Can. **197:** 1–209

— — 1980: Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). – Ent. scand. Suppl. **14:** 1–51

— — 1981: *Compteromesa oconeensis* gen. n., sp. n., a new Prodiamesinae (Diptera: Chironomidae) from South Carolina. – Aquat. Insects **3:** 193–198

SPIXIANA	Supplement 11	15–29	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

A review of Odontomesa Pagast, 1947

(Diptera, Chironomidae, Prodiamesinae)

By **Ole A. Saether**

Museum of Zoology, Bergen, Norway

SAETHER, O. A. (1985): A review of *Odontomesa* Pagast, 1947, (Diptera, Chironomidae, Prodiamesinae). – Spixiana, Suppl. 11: 15–29.

Nearctic specimens of *Odontomesa* Pagast, 1947, are compared in all stages with the Palaearctic *O. fulva* Kieffer, 1919. A diagnosis of the genus is given and keys to all known stages of the different species and subspecies presented. One new species, *Odontomesa ferringtoni,* is described as male imago, while one new subspecies, *Odontomesa fulva nearctica,* is described as male imago, pupa, and larva. *Odontomesa fulva fulva* is redescribed in all stages and both sexes, the female holotype of *Odontomesa lutosopra* (Garett) redescribed, and an unnamed species *Odontomesa* spec. A. (possibly belonging to *O. ferringtoni),* described as female, pupa and larva.

Prof. Ole A. Saether, Museum of Zoology, University of Bergen, N-5000 Bergen, Norway

Introduction

Only one species of the genus *Odontomesa* Pagast, 1947, has been described in detail, namely the Palaearctic type species *O. fulva* (Kieffer, 1919). Whether the Nearctic specimens belong to *O. fulva* or to one or several other species has not been demonstrated. OLIVER (1981: 437), for instance, regards the Nearctic *O. lutosopra* (Garrett), described from a female from British Columbia, as distinct from *O. fulva,* while SUBLETTE & SUBLETTE (1979: 65) apparently regarded the two species as conspecific. It thus was deemed necessary to study the type of *O. lutosopra* and compare it with Palaearctic specimens of *O. fulva* as well as with other Nearctic specimens.

Methods

The general morphological terminology follows SAETHER (1980). The measurements are given as ranges followed by a mean when four or more measurements are made, followed by the number measured on parentheses (n). In the figures of the male hypopygium the dorsal aspect is shown to the left, the ventral aspect and the apodemes to the right.

The holotypes are deposited at the Museum of Zoology (ZMBN). Further material has been deposited at British Museum of Natural History (BMNH), London, England; Canadian National Collection (CNC), Ottawa, Ont., Canada; U.S. National Museum (USNM), Washington D. C., U.S.A.; Zoologische Staatssammlung (ZSM), Munich, West Germany; or returned to the lender.

Odontomesa Pagast, 1947: 502

Type species: *Prodiamesa fulva* Kieffer, 1919: 132 by original designation.

Diagnostic characters: The shape of the superior and median volsellae in the male; the short eye elongation, and the combination of a large, rounded gonocoxite with a divided tergite IX without an anal point will separate the imagines from those of other genera of Prodiamesinae. The combination of posterolateral extensions of segment VIII, fringe on anal lobe and usually 5 anal macrosetae will separate the pupa from all other chironomids. The larval head capsule of *Odontomesa* is unique in nearly all features, with the biarticulate SI with lateral fringe; the lateral fringe developed as setal tufts; the twisted, fringed chaetae; the conspicuously heavy mandible; and the broad, long ventromental plate with numerous setae underneath particularly conspicuous.

Description

Imago

Moderately large species, wing length 2.0–3.3 mm.

Antenna. Male flagellum with sensilla chaetica present on flagellomeres 2–5 and 13. Male antennal ratio 1.3–1.6. Female with 5 flagellomeres, 1–4 each with 2 sensilla chaetica, 5 with abouth 20 sensilla chaetica. Female antennal ratio 0.4–0.5.

Head. Eye with short, wedge-shaped dorsomedial extension. Apex of third palped segment with strong sclerotized apical tooth, apparently without sensilla clavata with weak sensillum coeloconicum. Tentorium with microtrichia in basal $^1/_7$. Coronal suture absent in female.

Thorax. Antepronotum with several lateral setae. Acrostichals absent, dorsocentrals irregular biserial, supraalar occasionally present. Scutellum with setae in 2–3 transverse rows.

Wing. Membrane without setae. R_{2+3} ends at middle of distance between ends of R_1 and R_{4+5}, MCu reaching M at a distance basally of RM slightly less or about equal to its own length, FCu lies below RM giving a venarum ratio of slightly less than 1.00; Cu_1 slightly curved, but not sinuate. Brachiolum and R with setae; R_1 and R_{4+5} with or without setae in male, with setae in female. Squama with numerous setae.

Legs. Pseudospurs present at apex of tarsomeres 1 and 2 of mid and hind legs and often an ta_3 of mid legs. Sensilla chaetica present in basal $^1/_3$ of tarsomere 1 of hind leg in male, in basal $^1/_2$ in female.

Hypopygium. Anal point reduced to small, triangular point with microtrichia, but none setae. Inferior volsella very long, flat and lobe-like, covered with microtrichia and with marginal and apical setae. Superior volsella small, with microtrichia, situated at base of inferior volsella and near median volsella. Median volsella a small projection with 1–4 setae. Gonostylus single; megaseta relatively short, pointed, relatively pale.

Female genitalia. Gonocoxite very large and rounded with many setae. Tergite IX divided into two weak setigerous protrusions. Gonapophyses VIII divided into relatively narrow ventrolateral lobe with long apical microtrichia directed mesally to anteriorly; well developed dorsomesal lobe; and distinct apodeme lobe visible between principal lobes. Gonapophyses IX with notum slightly longer than ramus. Labia tongue-shaped and curved mesad to rounded and straight. Seminal capsules with very short and fine microtrichia. Spermathecal ducts with separate openings. Postgenital plate barely differentiated, sides not parallel. Cercus pediform with long, partly parallel-sided toe.

Pupa

See Saether (1986).

Larva

See Saether (1983).

Systematics

As shown by SAETHER (1985) *Odontomesa* and *Compteromesa* Saether probably are sister genera forming the sister group of *Prodiamesa* Kieffer and *Monodiamesa* Kieffer combined.

Key to known male imagines

1. Inferior volsella (Fig. 2 D) long, about 1.6–1.7 times as long length of gonostylus, and wide, about 3–4 times as long as wide; median volsella with 3–4 setae; AR 1.43–1.58; hind leg with 6–10 sensilla chaetica on tarsomere 1 . . . . . *Odontomesa ferringtoni* spec. nov.
– Inferior volsella (Fig. 2 E) not quite as long, about 1.3–1.4 times as long as length of gonostylus, and relatively narrow, about 5–6 times as long as wide; median volsella with 1–2 setae; AR 1.13–1.36; hind leg with 2–3 sensilla chaetica on tarsomere 1 2
2. Veins R_1 and R_{4+5} with setae, HR ratio about 2.0 . . . . . *Odontomesa fulva fulva* (Kieffer)
– Veins R_1 and R_{4+5} without setae, HR ratio 2.3–2.4 . . . . . *Odontomesa fulva nearctica* subspec. nov.

Key to known female imagines

1. Wing (Fig. 4 C) with about 40 setae on R, 35 setae on R_1, 37 setae on R_{4+5} and 33 setae on squama. About 34 dorsocentrals and 7 prealars . . . . . *Odontomesa lutosopra* (Garrett)
– Wing with about 16–18 setae on R, 6–15 setae on R_1, 14 setae on R_{4+5} and 25–27 setae on squama. About 20–24 dorsocentrals and 3–5 prealars 2
2. Gonocoxite with about 14 setae, R_1 with about 15 setae, about 3 prealars . . . . . *Odontomesa fulva fulva* (Kieffer)
– Gonocoxite with about 23 setae, R_1 with about 6 setae, about 7 prealars . . . . . *Odontomesa* spec. A.

Key to known pupae

1. Only 3 anal macrosetae, about 68 setae in fringe of anal lobe (Fig. 1 H) . . . . . *Odontomesa* spec. A.
– Five anal macrosetae, 46–58 setae in fringe of anal lobe (Fig. 1 A, B, F) 2
2. Anterior precorneal seta longer (86–120 µm) than median; basal median seta on anal lobe weak, placed at 0.35–0.49 from base, apical seta 0.52–0.59 from base (often not visible); 47–58 setae in fringe of anal lobe . . . . . *Odontomesa fulva fulva* (Kieffer)
– Anterior precorneal seta subequal (23–60 µm long) to median setae; basal median seta on anal lobe weak, placed at base (not always visible); 46–48 setae in fringe of anal lobe . . . . . *Odontomesa fulva nearctica* subspec. nov.

Key to known larvae

1. Postmentum 203–219 µm long, posterior margin of ventromental plate not straight and nearly parallel with anterior margin (Fig. 3 G); basal external setae of mandible single at base, split into 7–12 apical branches (Fig. 3 D) . . . . . *Odontomesa* sp. A.
– Postmentum 131–158 µm long, posterior margin of ventromental plate often straight and nearly parallel with anterior margin (Fig. 3 E, F); basal external seta of mandible split to base or occasionally single at base 2
2. Basal external seta of mandible single at base or split into 6–15 branches, apical external seta with about 12–16 branches (Fig. 3 B) . . . . . *Odontomesa fulva fulva* (Kieffer)
– Basal external setae split to base into 12–23 branches, apical external setae with 24–48 branches (Fig. 3 C) . . . . . *Odontomesa fulva nearctica* subspec. nov.

Odontomesa fulva fulva (Kieffer)

(Figs. 1A–D; 2A; 3B,E.)

Prodiamesa fulva Kieffer, 1919: 132.
Monodiamesa fulva (Kieffer), Kieffer 1922: 287.
Prodiamesa nigripalpis Goetghebuer, 1922: 52.
Prodiamesa flabellata Kieffer, in Zavřel 1926: 279.
Odontomesa fulva (Kieffer), Pagast 1947: 503, 541, 587.
Cryptochironomus polysetica Botnariuc & Cure, 1956: 259.
Orthocladiinae gen. ? 1. *dospatica* Dimitrov, 1963: 13.

The material studied consists of one damaged male and a female with partly damaged genitalia from England, and larvae and pupae from Germany. However, the nominal subspecies of *O. fulva* is already relatively well described and, unless there is more than one European species, the geographical distance should not be of any importance.

Male imago (n = 1).

As in *O. fulva* subspec. *nearctica* with all measurements about 10% higher except for the following details: Total length 3.25 mm. Total length/wing length 1.42, AR 1.36. Ultimate flagellomere 680 µm. (Cibarial pump, tentorium, stipes and palp as in Fig. 2A). R with 8 setae, R_{4+5} with 2 setae. Squama with 27 setae. Median volsella with 2 setae. Gonostylus 128 µm long. HR 2.03.

Female imago (n = 1).

Total length not measurable. Wing length 2.23 mm. Wing length/length of profemur 2.41. Coloration of thorax yellowish with brown to black vittae, abdomen brown, legs yellowish brown.

Head. Lengths of flagellomeres (micrometers): 94, 41, 53, 62, 116. AR 0.46. Temporal setae 10, including 2 inner verticals, 6 outer verticals, and 2 postorbitals. Tentorium and stipes not measurable. Palp lenghts (micrometers): 53, 79, 128, 135, 203. Third palpal segment with 23 µm long apical tooth. Coronal suture absent.

Thorax. Dorsocentrals 20, prealars 3, supraalars absent. Scutellum with 26 setae.

Wing. VR 0.94. Costal extension 75 µm long. MCu 120 µm long, reaching M 109 µm basally of RM. Brachiolum with 2 setae, R with 16, R_1 with 15, R_{4+5} with 14, and costal extension with 4 nonmarginal setae. Squama with 25 setae.

Legs. Spur of front tibia 60 µm long, spurs of middle tibia 58 µm and 53 µm long, of hind tibia 75 µm and 23 µm long. Width at apex of front tibia 53 µm, of middle tibia 56 µm, of hind tibia 68 µm. Comb of 13 setae, 38–64 µm long. Pseudospurs of middle leg 34 µm long on ta_1, 30–32 µm long on ta_2, 26 µm long on ta_3; of hind leg 38–41 µm long on ta_1, 34 µm long on ta_2. Sensilla chaetica 26 at 0.10–0.45 on ta_1 of hind leg. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5	LR	BV	SV	BR
p_1	926	1134	964	454	335	236	132	0.85	2.61	2.14	2.0
p_2	973	1030	421	255	180	113	104	0.41	3.72	4.76	1.9
p_3	945	1181	633	387	288	156	123	0.54	2.89	3.36	2.3

Abdomen. Number of setae on T I-VIII unclear, but between 40 and 90 on each tergite. Number of setae on S I-VIII as: 0, 4, 9, 11, 19, 27, 26, 50.

Genitalia. Gonocoxite apparently with 14 setae. Tergite IX with about 20 setae. Cercus 131 µm long. Other details not measurable.

Pupa (n = 10, except when otherwise stated).

Total length 5.00–6.14, 5.51 mm. Exuvia brown.

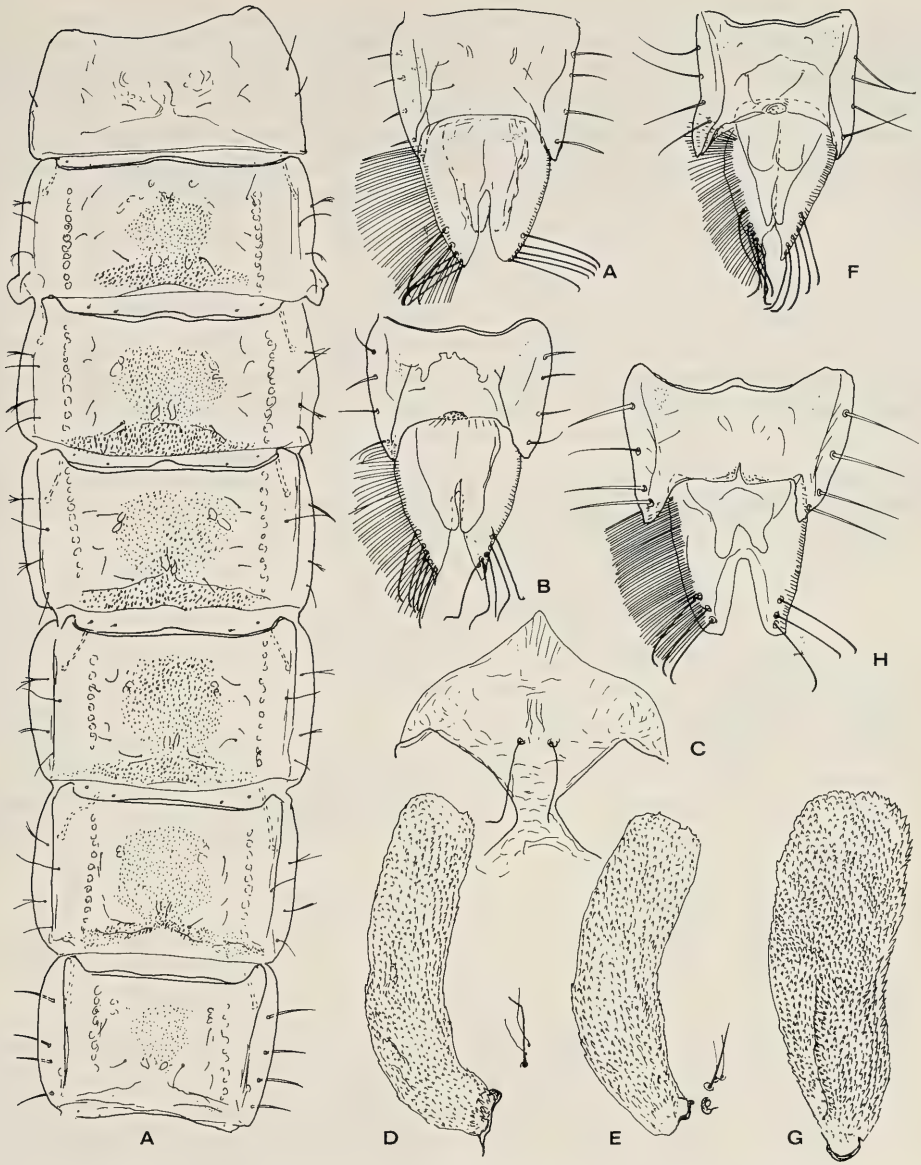


Fig. 1. *Odontomesa* spp., pupae. – A–D. *O. fulva fulva* (Kieff.); A. Tergites of male, B. Sternites VIII–IX, C. Frontal apotome, D. Thoracic horn. – E–F. *O. fulva nearctica* subspec. nov.; E. Thoracic horn; F. Sternites VIII–IX. – G–H. *Odontomesa* spec. A; G. Thoracic horn; H. Sternites VIII–IX.

Cephalothorax. Frontal setae (Fig. 1C) 38–120, 90 µm long. Ocular field with two 56–105, 77 µm long postorbitals, and 30–113, 76 µm long vertical. Median antepronotals 94–113, 103 µm and 98–135, 122 µm long; lateral antepronotals 75–113, 95 µm (9) and 98–150, 123 µm (9) long. Thoracic horn (Fig. 1D) 539–643, 595 µm long, 104–198, 178 µm wide; 1.71–2.22, 1.97 times as long as anal macrosetae. Anterior precorneal seta 86–120, 101 µm long; median setae 41–79, 71 µm long; posterior seta 113–150, 133 µm long. Anterior dorsocentral (Dc_1) 109–150, 122 µm long; situated 49–135, 85 µm in

front of Dc_2. Dc_2 68–94 µm long; situated 150–300, 230 µm from Dc_3. Dc_3 and Dc_4 each 90–139, 106 µm long; 49–79 µm apart. Prealar 68–113, 93 µm (6) long.

Abdomen (Fig. 1 A, B). L_3 on segment III split into 4–6, 4 branches; on IV split into 1–3, 2 branches. Distance from L_3 of segment VIII to apex of caudolateral extension 131–176, 149 µm; length of extension 94–161, 129 µm. Median protuberance of posterior margin of sternite VIII in male with 27–46, 38 (6) low spines or tubercles. Anal lobe with 5 subequal anal macrosetae 263–341, 303 µm long; 2 pairs of indistinct median setae, basal setae 56–75 µm (2) long, situated at 0.35–0.49 (2) from base, apical setae 94–131 µm (2) long; situated at 0.52–0.59 (2) from base; and 47–58, 51 setae in fringe.

Fourth instar larva (n = 2).

As in *O. fulva* subsp. *nearctica,* except for the following details: Posterior margin of ventromental plates (Fig. 3 F) nearly straight and parallel with anterior margin for a length of 23–60 µm. Mandible (Fig. 3 B) with basal exterior setae either single at base or split to base, with 6–7 branches, (Shilova [1966 fig. 6] and Pankratova [1970 fig. 58. 3] show 13–16 branches); apical exterior setae with 12 branches (14–16 in Shilova [1966] and Pankratova [1970]).

Material examined: England: Dorset, Tadnoll Brook, 1 ♂, 2 viii. 1971, 1 ♀, 29. vii. 1971, L. C. V. Pinder (BMNH). West Germany; Bayern, Murnauer Moos, Ramsach, 14 pupal exuvia, 5. vi. 1979, F. Reiss (ZMNB, ZSM); Stochbacher Aach, 3 larvae, 3 iv. 1962, F. Reiss (ZSM).

Odontomesa fulva subspec. nearctica subspec. nov.

(Figs. 1 E, F; 2 B–E; 3 C, F.)

Odontomesa fulva (Kieffer); Roback 1957: 53.
? *Odontomesa* cf. *fulva* (Kieffer); Saether 1977: 76.

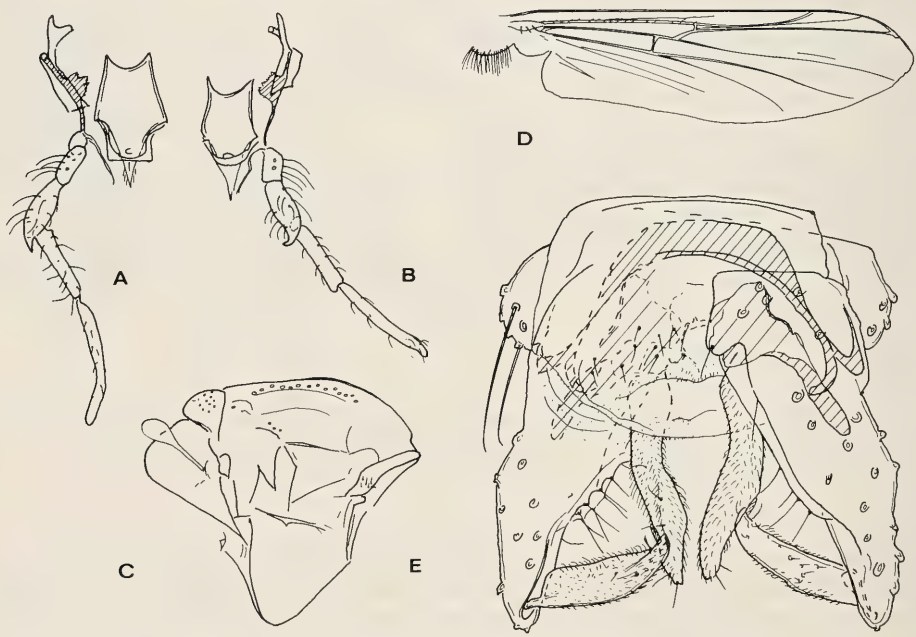


Fig. 2. *Odontomesa fulva* (Kieffer). – A. Cibarial pump, tentorium, stipes and palp of *O. fulva fulva.* – B–E. *O. fulva nearctica* subspec. nov.; B. Cibarial pump, tentorium, stipes and palp; C. Thorax; D. Wing; E. Hypopygium.

Type locality: U.S.A., Georgia, Rockdale Co., Millrock Branch at Horalson Mill Road.

Type material: Holotype, ♂ with pupal and larval exuvia; U.S.A.: Georgia, Rockdale Co., Millrock Branch at Horalson Mill Road, 6. iii. 1983, B. A. Caldwell (ZMBN No. 99). Paratypes: U.S.A.: Georgia: 1 larva, as holotype; Guinnet Co., Ivy Creek, tributary of Suwannee Creek at Ga. Hwy 324, 2 larvae, 25. vi. 1975, B. A. Caldwell; Guinnett Co., unnamed tributary of Stone Mtn. Creek in Rockbridge Acres, 1 pupa, 2 pupa, 2 larvae, 24. i. 1981, B. A. Caldwell; Hall Co., Six Mile Creek at Burruss Mill Rd, 1 larva, 28. viii 1972, B. A. Caldwell & M. W. Walker. South Carolina: Aiken Co., Boggy Gut Creek, Savannah River Plant, 1 pupa, 2 larva, 3. v. 1980, H. Prichard. Wisconsin: Lincoln Co., Little Pine Creek, 1 larva, 11. xi. 1965, leg. ?

Diagnostic characters: See keys on p. 17.

Etymology: The subspecific name *nearctica* refers to the Nearctic distribution.

Male imago (n = 1, except when otherwise stated).

Total length 2.55 mm. Wing length 2.10 mm. Total length/wing length 1.22. Wing length/length of profemur 2.41. Coloration of thorax yellowish with dark brown vittae and thoracic markings. Abdomen and legs brown.

Head. AR 1.13. Ultimate flagellomere 491 µm long. Temporal setae 12, including 4 inner verticals, 5 outer verticals, and 3 postorbitals. Clypeus with 18 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 2B. Tentorium 161 µm long, 38 µm wide. Stipes 169 µm long, 56 µm wide. Palp lengths (micrometers) 49, 71, 124, 133, 206. Third palpal segment with 60 µm long apical tooth.

Thorax. (Fig. 2C). Antepronotum with 6 setae. Dorsocentrals 14–15 (2), prealars 3, supraalars 1. Scutellum with 29 setae.

Wing. (Fig. 2D). VR 0.91. C extension 38 µm long. MCu 90 µm basally of RM. Brachiolum with 2 setae, R with 13–15 (2), R_1 and R_{4+5} bare, costal extension with 1 non-marginal seta. Squama with 20–22 (2) setae.

Legs. Spurs of front tibia 90 µm long, spurs of middle tibia 60 µm and 49 µm long, of hind tibia 54 µm, of middle tibia 56 µm, of hind tibia 64 µm. Comb of 12 setae, 30–60 µm long. Pseudospurs 34–39 µm long, present also ta_3 of middle leg. Sensilla chaetica 3 at 0.16–0.28 on ta_1 of hind leg. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5	LR	BV	SV	BR
p_1	869	1002	841	406	312	213	123	0.84	2.57	2.22	2.3
p_2	940	983	435	274	180	118	104	0.44	3.49	4.42	2.0
p_3	945	1143	614	387	298	146	128	0.54	2.82	3.40	2.2

Hypopygium (Fig. 2E). Anal point 8 µm long, 30 µm wide at base, tergite IX with 19–24 (2) setae, laterosternite IX with 7 setae. Phallapodeme 109 µm long, transverse stenapodeme 75–79 µm (2) long. Gonocoxite 233 µm long; inferior volsella 124–135 µm (2) long, 23 µm (2) wide, 1.32–1.38 (2) times as long as gonostylus, 5.3–5.9 (2) times as long as wide. Median volsella with setae. Gonostylus 94–98 µm, megaseta 13 µm long.

Female imago.

Not known for certain, but probably identical with *Odontomesa* cf. *fulva* in Saether (1977: 76, fig. 35 E–H).

Pupa (n = 3, except when otherwise stated).

As in *O. fulva* subsp. *fulva* except for the following details: Total length 4.48–5.54 mm. Exuvia brownish grey. Thoracic horn (Fig. 1E) 510–548 µm long. Anterior precorneal setae 23–60 µm (2) long. Second dorsocentral (Dc_2) 53–56 µm (2) long, situated 21–45 µm (2) from Dc_1. Dc_2 and Dc_3 203–240 µm (2) apart, Dc_3 and Dc_4 19–45 µm (2) apart. L_3 on segment III split into 5–8 branches. Me-

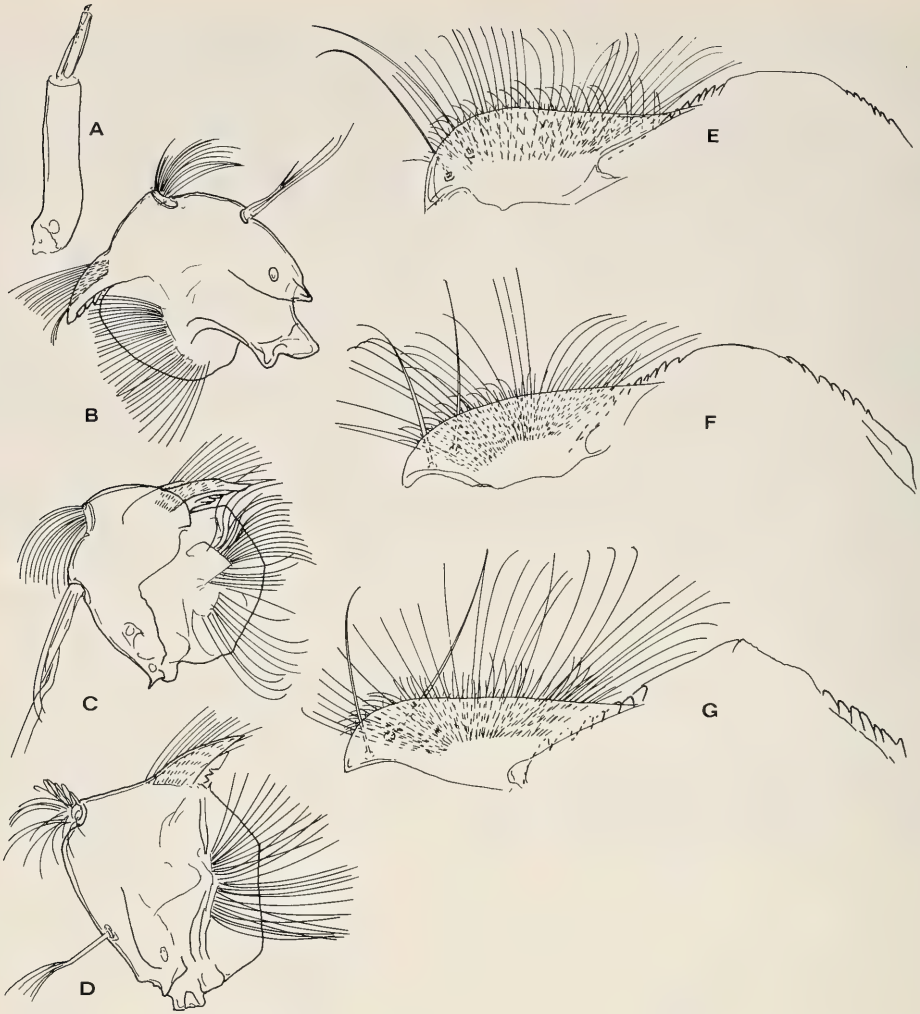


Fig. 3. *Odontomesa* spp., larvae. – A. Antenna of *Odontomesa* spec. A.–B. Mandible of *O. fulva fulva* (Kieffer) – C. Mandible of *O. fulva nearctica* subsp. n. – D. Mandible of *Odontomesa* spec. A.–E. Mentum of *O. fulva fulva*. – F. Mentum of *O. fulva nearctica*. – G. Mentum of *Odontomesa* spec. A.

dian protuberance of posterior margin of sternite VIII in male with 6–75 low spines or tubercles. Basal pair of median setae of anal lobe (Fig. 2F) situated 0.65–0.73 (2) from base; apical pair situated 0.81–0.82 (2) from base.

Fourth instar larva (n = 9, except when otherwise stated).

Total length 6.05–7.32, 6.64 mm (6). Head capsule length 0.37–0.47, 0.42 mm.

Head. Antenna, labrum, epipharyngeal area, premandible, and maxilla as in Shilova (1966 figs. 1–5, 7), Pankratova (1970 fig. 58–2, 4) and Saether (1983 fig. 8.2 B–E, G). Lengths of antennal segments (micrometers): 64–71, 69, 26–32, 28; 2; 2–4, 3. AR 1.90–2.31, 2.05. Basal antennal segment 17–23, 21 µm wide; distance from base to ring organ 15–21, 17 µm; blade 24–34, 29 µm long; accessory blade

19–23 μm long. Premandible 64–90, 80 μm long; with apical teeth 23–30, 26 μm and 19–30 μm long. Mandible (Fig.3 C) 98–116, 106 μm long; seta interna with 12–17, 14 (8) setae; basal external setae split to base, with 12–23, 17 branches, 71–94, 82 μm long; apical external seta with 24–48, 31 branches. Ventromental plate (Fig. 3 F) 113–135, 121 μm wide; 32–49, 38 μm long. Posterior margin parallel with anterior margin for a distance of 11–41, 24 μm long, with more than 100 setae of differing length and arranged in 3 lines underneath. Postmentum 131–158, 143 μm long.

Abdomen. Posterior end and procercus as in SHILOVA (1966 fig. 9), PANKRATOVA (1970 fig. 60) and SAETHER (1983 fig. 8. 2, F). Procercus 53–86, 59 μm (7) high; 24–41, 34 μm wide; with 7–8, 8 (7) anal setae, 375–548, 424 μm (7) long. Supraanal seta 255–394, 285 μm (7) long; 0.61–0.72, 0.67 (3) times as long as anal setae. Posterior parapods 244–263, 255 μm (5) long. Anal tubules 122–188, 157 μm (4) long; 60–105, 80 μm (4) wide at base.

Third instar larva (n = 1)

Total length 312 mm. Head capsule length 0.26 mm.

Head. Lengths of antennal segments (micrometers) 34, 23, 2, 3. AR 1.20. Basal antennal segment 13 μm wide, distance from base to ring organ 9 μm. Premandible 45 μm long, apical teeth 15 μm and 11 μm long. Mandible 64 μm long; seta interna with 33 setae; pecten mandibularis with 12 setae; basal external seta split to base, with 10 branches, 45 μm long; apical external seta with 45 branches. Ventromental plate 79 μm wide, 24 μm long. Postmentum 90 μm long. Supraanal seta 150 μm long, 0.60 times as long as anal setae. Posterior parapods 101 μm long. Anal tubules 64 μm long, 24 μm wide at base.

Remarks

Although *O. fulva* subsp. *nearctica* is separable from the nominal subspecies in all stages, the differences are slight and may not hold after examination of more material. Specimens of some other chironomid genera sometimes show dimorphism in the presence or absence of setae on R_1 and R_{4+5}. The difference in position of the median setae on the pupal anal lobe, on the other hand, appears to be a significant character. These setae, however, are very weak and not observable in most of the examined specimens.

The subspecies probably is restricted to the eastern parts of North America.

Odontomesa lutosopra (Garrett)

(Fig. 4)

Prodiamesa lutosopra Garrett, 1925: 7
Odontomesa lutosopra (Garrett), OLIVER 1981: 437

Type material: Holotype: ♀, Canada, British Columbia, Cranbrook, 24 v. ? , C. B. D. Garrett (CNC).

Female imago (n = 1).

Total length 4.60 mm. Wing length 3.33 mm. Total length/wing length 1.38. Wing length/length of profemur 2.67. Coloration of thorax yellow with brown vittae and markings, abdomen and legs brown.

Head. Length of flagellomeres (micrometers): 128, 71, 71, 75, 158. AR 0.46. Temporal setae 11, including 3 inner verticals, 5 outer verticals, and 3 postorbitals. Cibarial pump, tentorium and stipes wide. Palp lengths (micrometers): 64, 105, 173, 195, 345. Third palpal segment with 56 μm long tooth. Coronal suture absent.

Thorax (Fig. 4 B). Antepronotum with 6 lateral setae. Dorsocentrals 34, prealars 7, supraalars 1. Scutellum with 34 setae.

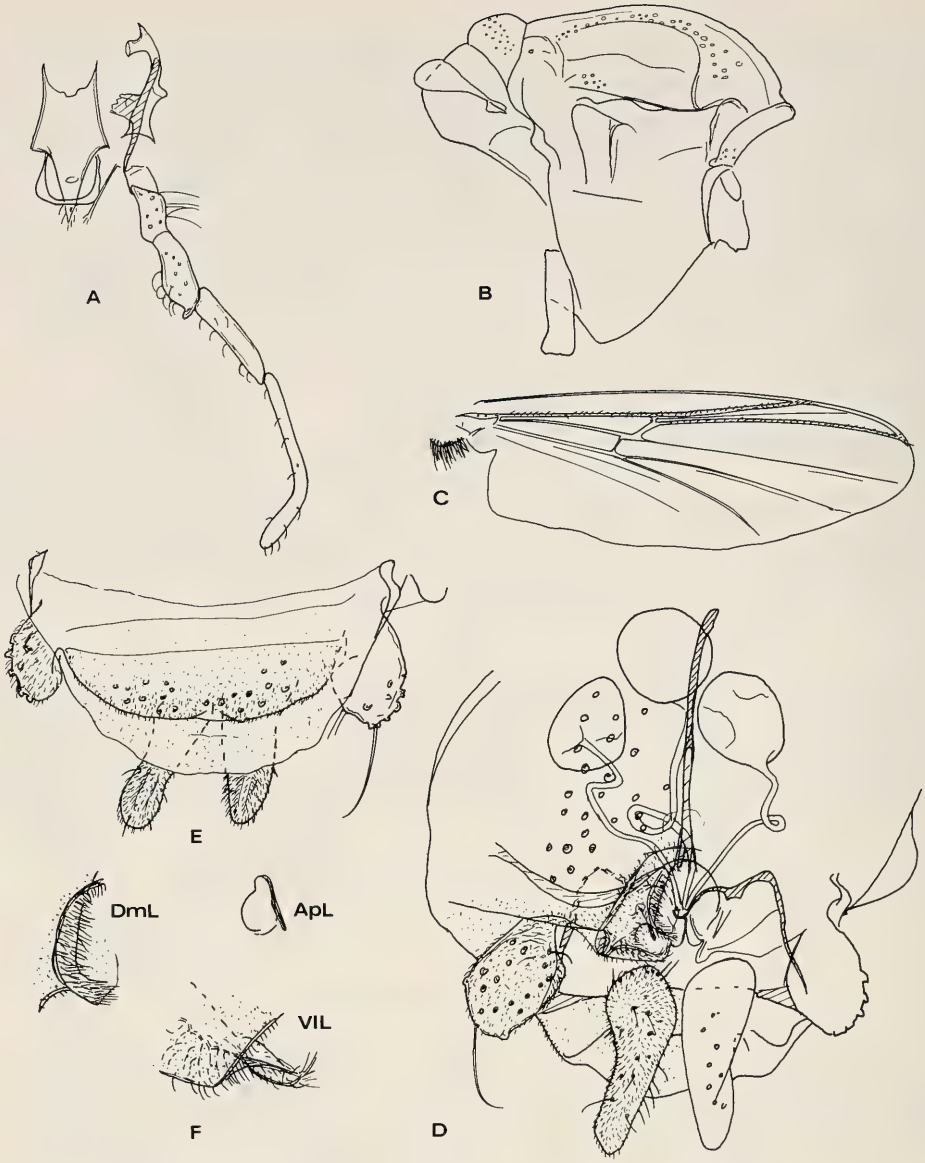


Fig. 4. *Odontomesa lutosopra* (Garrett), female imago. – A. Cibarial pump, tentorium, stipes and palp. – B. Thorax. – C. Wing. – D. Genitalia, ventral view. – E. Genitalia, dorsal view. – F. Lobes of gonapophyses VIII (VlL, ventrolateral lobe; ApL, apodeme lobe; DmL, dorsomesal lobe).

Wing (Fig. 4 C). VR 0.90. Costal extension 75 μ long. MCu 169 μm long, reaching M 90 μm basally of RM. Brachiolum with 2 setae, R with 40, R_1 with 35, R_{4+5} with 37, costal extension with 3 nonmarginal setae. Squama with 33 setae.

Legs. Spurs of front tibia 71 μm long, spurs of middle tibia 64 μm and 45 μm long, of hind tibia 98 μm and 62 μm. Width of apex of front tibia 66 μm, of middle tibia 79 μm, of hind tibia 83 μm. Comb of 11 setae, 41–83 μm long. Pseudospurs 28–36 μm long. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5	LR	BV	SV	BR
p_1	1247	1493	1238	643	482	302	180	0.87	2.51	2.12	1.8
p_2	1332	1418	671	421	321	198	161	0.47	3.11	4.10	1.7
p_3	1342	1673	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Abdomen. Number of setae on T I–VIII as: 118, 106, 80, 63, 65, 54, 49, 45. Number of setae on sternites I–VIII as: 0, 8, 16, 28, 33, 44, 36, 49.

Genitalia (Fig. 4D–F). Gonocoxite with 26 setae. Tergite IX with 18 setae. Cercus 184 µm long. Seminal capsule 105 µm long including 11 µm long neck; 83 µm wide. Notum 120 µm long.

Remarks

The higher number of setae in *O. lutosopra* in nearly all counts cannot only be caused by the larger size since *Odontomesa* spec. A is of approximately the same size. There also apparently are differences in the genitalia between *O. lutosopra, O. fulva fulva, Odontomesa* spec. A and the probable *O. fulva nearctica* drawn by SAETHER (1977 fig. 35 E–H). However, none of the female genitalia examined are particularly good and more material is necessary to evaluate the variation. *O. lutosopra,* however, cannot be identical with any of the other species described here.

Odontomesa ferringtoni spec. nov.

(Fig. 5)

? *Odontomesa fulva* (Kieffer), SUBLETTE & SUBLETTE 1979: 65.

Type locality: U.S.A., Colorado, Gunnison Co., East River.

Type material: Holotype, ♂, U.S.A.: Colorado, Gunnison Co., East river 1.7 mi. north of R. M. B. L., 12. vii. 1982, L. C. Ferrington Jr. (ZMBN No. 100). Paratypes: 10 males, as holotype (BMNH, CNC, USNM, ZSM).

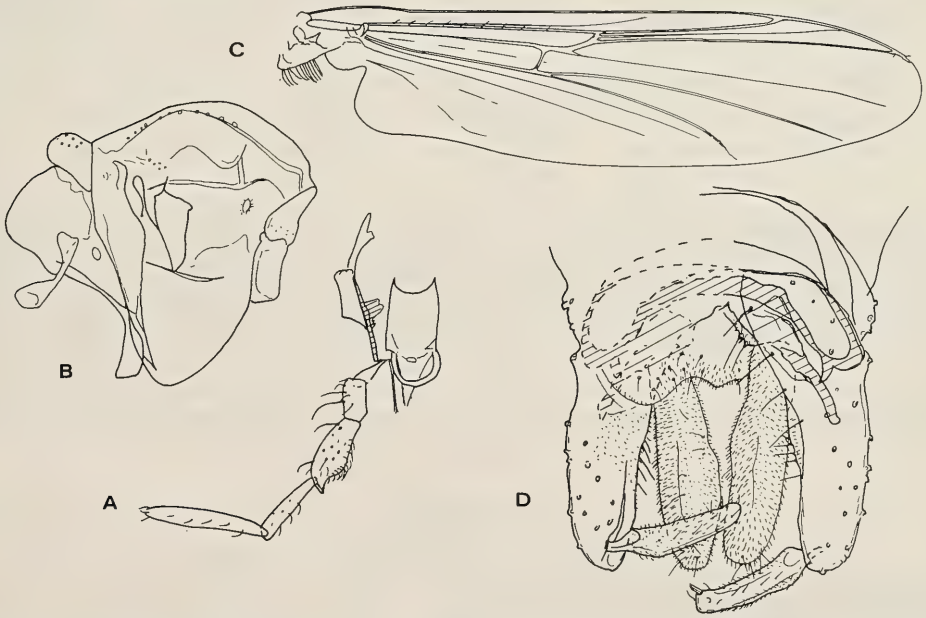


Fig. 5. *Odontomesa ferringtoni* spec. nov., male imago – A. Cibarial pump, tentorium, stipes and palp. – B. Thorax. – C. Wing. – D. Hypopygium.

Diagnostic characters: See key on p. 17.

Etymology: Named in honour of my friend and colleague Dr. L. C. Ferrington Jr., Kansas Biological Survey, University of Kansas, the collector of the type material.

Male imago (n = 10).

Total length 4.55–5.07, 4.80 mm. Wing length 2.88–3.26, 3.06 mm. Total length/wing length 1.52–1.63, 1.57. Wing length/length of profemur 2.75–2.89, 2.82. Coloration of thorax yellowish with brownish black vittae and markings. Abdomen and legs brown.

Head. AR 1.43–1.58, 1.49. Ultimate flagellomere 794–841, 814 μm long. Temporal setae 12–20, 15; and 3–5, 4 postorbitals. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 5A. Tentorium 199–225, 214 μm long; 34–45, 40 μm wide. Stipes 188–206, 199 μm long; 41–60, 49 μm wide. Palp lengths (micrometers): 47–56, 52; 79–98, 88; 143–161, 152; 139–161, 155; 221–255, 235. Third palpal segment with 38–60, 49 μm long apical tooth.

Thorax (Fig. 5B). Antepronotum with 6–10, 8 setae. Dorsocentrals 10–18, 14; prealars 3–5, 4; supraalars 0–1, 0. Scutellum with 18–22, 19 setae.

Wing (Fig. 5C). VR 0.91–0.97, 0.94. C extension 38–66, 52 μm long. MCu 105–135, 125 μm long, reaching M 105–139, 129 μm basally of RM. Brachiolum with 2 setae; R with 9–18, 13; R_1 with 0–2, 0; R_{4+5} with 0–1, 0; costal extension with 0–1, 0 non-marginal setae. Squama with 24–34, 28 setae.

Legs. Spur of front tibia 79–92, 85 μm long; spurs of middle tibia 58–68, 63 μm and 38–56, 49 μm long; of hind tibia 79–98, 88 μm and 41–56, 53 μm. Width at apex of front tibia 58–68, 62 μm; of middle tibia 60–68, 63 μm; of hind tibia 64–75, 71 μm. Comb of 13–14, 14 setae; shortest seta 30–41, 35 μm long; longest seta 53–71, 64 μm long. Pseudospurs 26–36, 32 μm long; not present on ta_3 of middle leg. Sensilla chaetica 6–10, 8 at 0.13–0.17, 0.15 to 0.20–0.30, 0.25 on ta_1 of hind leg. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4
p_1	1049–1134,1084	1247–1370,1313	1040–1172,1126	501–595,549	359–425,405	227–269,252
p_2	1068–1181,1127	1162–1342,1278	520– 605, 585	326–387,360	246–284,268	161–189,175
p_3	1153–1304,1210	1436–1616,1519	728– 898, 816	435–539,459	312–402,370	198–222,207

	ta_5	LR	BV	SV	BR
p_1	132–146,139	0.83–0.88,0.85	2.50–2.72,2.62	2.07–2.21,2.13	2.0–2.4,2.5
p_2	128–142,133	0.45–0.48,0.46	3.05–3.37,3.21	3.92–4.36,4.12	2.1–3.1,2.6
p_3	132–151,143	0.51–0.55,0.54	2.81–3.06,2.91	3.22–3.61,3.35	2.9–3.7,3.1

Hypopygium (Fig. 5D). Anal point 8–19, 13 μm long; 11–26, 20 μm wide at base, tergite IX with 17–24, 21 setae; laterosternite IX with 6–8, 7 setae. Phallapodeme 105–150, 127 μm long; transverse sternapodeme 94–120, 106 μm long. Gonocoxite 289–323, 303 μm long. Inferior volsella 201–229, 218 μm long; 56–68, 61 μm wide; 160–172, 1.64 times as long as gonostylus; 3.0–4.0, 3.6 times as long as wide. Median volsella with 3–4, 4 setae. Gonostylus 126–139, 133 μm long; megaseta 14–19, 16 μm long.

Female imago, pupa and larva. Unknown but may be identical to *Odontomesa* sp. A described below.

Odontomesa sp. A.

(Fig. 1G, H; 3A, D, G; 6.)

Female imago (n = 1, mature female pupa).

Head. Length of flagellomeres (micrometers): 90, 49, 64, 60, 139. Third palpal segment with 45 μm long apical tooth. AR 0.52. Temporal setae more than 9 in number. Coronal suture absent.

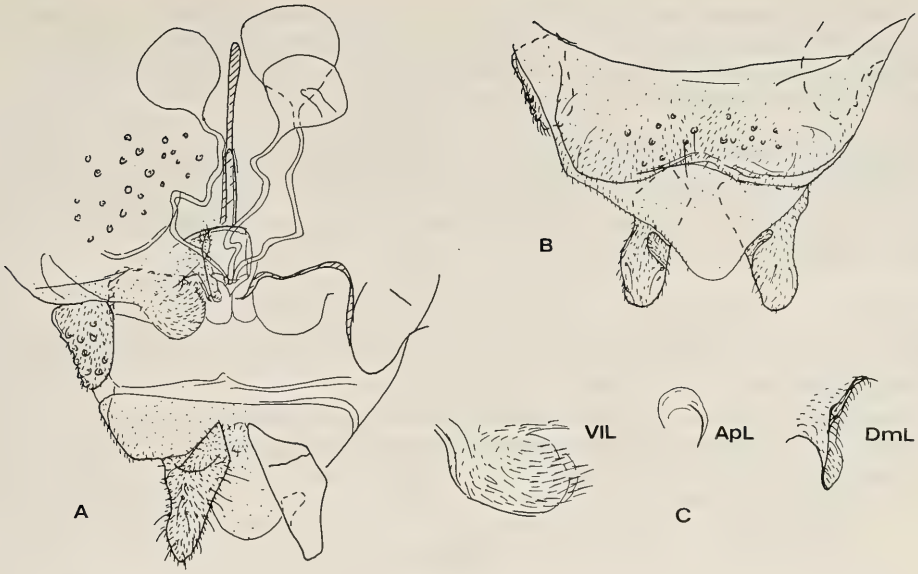


Fig. 6. *Odontomesa* spec. A, genitalia of imago. – A. Ventral view. – B. Dorsal view. – C. Lobes of gonapophyses VIII (VlL, ventrolateral lobe; ApL, apodeme lobe; DmL, dorsomesal lobe).

Thorax. Antepronotum with 7 lateral setae. Dorsocentrals 24, prealars 5, supraalars absent. Scutellum with 32 setae.

Wing. Brachiolum with 2 setae, R with 8, R_1 with 6, R_{4+5} with 14 setae. Squama with 27 setae.

Legs. More than 20 sensilla chaetica on ta_1 of hind leg.

Abdomen. Number of setae on T I–VIII as: 63, 57, 45, 42, 40, 47, 45, 38. Number of setae on S I–VIII as: 0, 8, 8, 13, 21, 30, 46, 44.

Genitalia (Fig. 6). Gonocoxite with 23 setae. Tergite IX with 20 setae. Cercus 143 µm long. Seminal capsule 105 µm long, 86 µm wide. Notum 128 µm long.

Pupa (n = 1).

Total length 5.81 mm. Exuvia brown.

Cephalothorax. Frontal setae and setae of ocular field not measurable. Lateral antepronotals 146 µm and 188 µm long. Thoracic horn (Fig. 1 G) 595 µm long, 198 µm wide, 2.24 times as long as anal macrosetae. Anterior precornal seta 120 µm long. Median setae 53 µm, posterior seta 184 µm long. Anterior dorsocentrals (Dc_1) lost, located 68 µm from Dc_2. Dc_2 195 µm long, located 323 µm from Dc_3. Dc_3 139 µm long, located 45 µm from Dc_4. Dc_4 113 µm long.

Abdomen. L_3 on segment III split into 4 branches, single on VI. Distance from L_3 of segment VIII to apex of caudolateral extension (Fig. 1 H) 105 µm; length of extension 131 µm. Anal lobe with 3 subequal anal macrosetae 266 µm long and 68 setae in fringe.

Fourth instar larva (n = 3, except when otherwise stated).

Total length 5.76–7.09 mm (2). Head capsule length 0.49–0.53 mm.

Head. Antenna as in Fig. 3 A. Lengths of antennal segments (micrometers): 86, 26–32, 2, 3–4. AR 2.42–2.71. Basal antennal segment 21–24 µm wide. Labrum, epipharyngeal area, premandible, and maxilla as in *O. fulva* (Shilova 1966 figs. 3–5, 7; Pankratova 1970 fig. 58. 1–2; and Saether 1983 fig. 8.2. D, E, G). Premandible 90–107 µm long, with apical teeth 34–36 µm and 28–30 µm long. Mandible

(Fig. 3D) 128–146 μm long; seta interna with 28–39 setae; pecten mandibularis with 16–20 setae; basal external seta 94–128 μm long, single at base, split into 7–12 apical branches; apical external seta with 28–34 branches. Ventromental plate (Fig. 3G) 143–146 μm wide, 45–49 μm long, posterior margin not parallel with anterior margin. Postmentum 203–210 μm long.

Abdomen. Posterior end and procercus as in *O. fulva* (Shilova 1966 fig. 9; Pankratova 1970 fig. 60.1; and Saether 1983 fig. 8, 2, F). Procercus 60–68 μm high, 39–45 μm wide, with 8 anal setae 450–473 μm long. Supraanal seta 308–334 μm long, 0.66–0.74 times as long as anal setae. Posterior parapods 244, 263 μm (2) long. Anal tubules 124–180 μm (2) long, 71–120 (2) wide at base, ventral pair wider and longer.

Remarks

This species, which is easily separable from both subspecies of *O. fulva* as female, pupa and larva, quite likely is conspecific with *O. ferringtoni* spec. nov. of which only the male is known.

Material examined. U.S.A.: South Dakota, Yankton, Gavins Pt. Nat. Fish Hatchery, Ed's Creek, mature female pupa with larval exuvia, 11.x. 1971, P. L. Hudson, Michigan, Paint Creek, Washtenow Co., 1 larva, 22. ix. 1974; Alaska, Manzanita Lake, N. N. Inlet, 28 miles N. E. Ketchikan, 1 larva, 9. viii. 1977, G. T. Elliott (ZMBN).

Acknowledgements

I am much indebted to Dr. L. C. Ferrington Jr., Kansas Biological Survey, University of Kansas, Lawrence, Kansas; Dr. B. A. Caldwell, Dept. of National Resources, Environmental Protection Division, Atlanta, Georgia; Dr. D. R. Oliver, Biosystematics Research Institute, Agriculture Canada, Ottawa, Ontario; Mr. P. L. Hudson, Great Lakes Fishery Lab., Fish and Wildlife Services, Ann Arbor, Michigan; Dr. P. S. Cranston, British Museum (Natural History), London; Dr. F. Reiss, Zoologische Staatssammlung Munich, for the material; and to Mrs. Ingrid Wiese-Hansen for the typing of the manuscript.

References

Botnariuc, N. & Cure, V. 1956: Noi larve de Tendipedidae gasite in fauna Repiblicii Populare Romine. (New Tendiped larvae from Romania). – Buletin sti. Acad. Repub. pop. rom. **6:** 1233–1248

Dimitrov, M. 1963: Primos kam izuchavaneto na khironomidnata fauna (larvae) na Balgariya – (Beitrag zur Erforschung der Chironomidenfauna (Larvae) Bulgariens). – Izn. opit. Sta. sladkov. ribarst. Plovdiv **2:** 5–24

Garett, C. B. D. 1925: Seventy new Diptera. Key to *Pseudoleria,* Helomyzidae, Tipulidae, Chironomidae, Dixinae, Orphnephilidae, Mycetophilidae. – Cranbrook, B. C., 16 pp.

Goetghebuer, M. 1922: Nouveaux matériaux pour l'étude de la fauna des chironomides de Belgique. – Annls Biol. lacustre **11:** 38–62

Kieffer, J. J. 1919: Chironomides d'Europe conservés au Musée National Hongrois de Budapest. – Annls hist.-nat. Mus. natn. hung. **17:** 1–160

— — 1922: Diagnoses de nouveaux genres et espèces de Chironomides (Dipt.). – Bull. Soc. ent. Fr. **26:** 287–289

Oliver, D. R. 1981: Chironomidae. – Pp. 423–458, in McAlpine, J. F., Peterson, B. V., Shewell, G. E., Tesky, H. J., Vockeroth, J. R. & Wood, D. M. (eds.): Manual of Nearctic Diptera. Vol. 1. – Res. Br. Agric. Can. **27:** 1–674

Pagast, F. 1947: Systematik und Verbreitung der um die Gattung *Diamesa* gruppierten Chironomiden. – Arch. Hydrobiol. **41:** 435–596

Pankratova, V. Ya. 1970: Lichinki i kukolki komarov podsemeistva Orthocladiinae fauny SSSR (Diptera, Chironomidae = Tendipedidae); (Larvae and pupae of midges of the subfamily Orthocladiinae [Diptera, Chironomidae = Tendipedidae] of the USSR fauna). – Izd. Nauka, Leningr., 344 pp.

Roback, S. S. 1957: The immature tendipedids of the Philadelphia area (Diptera: Tendipedidae). – Monogr. Acad. nat. Sci. Philad. **9:** 1–152

Saether, O. A. 1977: Female genitalia in Chironomidae and other Nematocera: morphology, phylogenies, keys. – Bull. Fish. Res. Bd Can. **197:** 1–209

— — 1980: Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). – Ent. scand. Suppl. **14:** 1–54

— — 1983: 8. The larvae of Prodiamesinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region. – Keys and diagnoses. – Pp. 141–147, in WIEDERHOLM, T. (ed.): Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part. 1. Larvae. – Ent. scand. Suppl. **19:** 1–457

— — 1985: The females of *Compteromesa oconeensis* Saether, 1981, and *Prodiamesa olivacea* (Meigen, 1818) (syn. *Trichodiamesa autumnalis* Goetghebuer, 1926 n. syn.) (Diptera, Chironomidae, Prodiamesinae). Spixiana Suppl. **11:** 7–13

— — 1986: 8. The pupae of Prodiamesinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region. – Keys and diagnoses. – In WIEDERHOLM, T. (ed): Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part 2. Pupae. – Ent. scand. Suppl. **21**

SHILOVA, A. I. 1966: Lichinka *Odontomesa fulva* Kieff. (Diptera, Chironomidae, Orthocladiinae). (The larvae of *Odontomesa fulva* Kieff. (Diptera, Chironomidae, Orthocladiinae). – Trudy Inst. Biol. vnutr. Vod **12:** 239–250

SUBLETTE, J. E. & SUBLETTE, M. 1979: Part II. A synopsis of the Chironomidae of New Mexico. – Pp. 53–128, in SUBLETTE, J. E. (ed.) Evaluation of long term effects of thermal effluents on stream biota. Utilization of Chironomidae (Diptera) as a water quality indicator group in New Mexico. – Techn. Rep. N. M. Energy Inst. **32:** 1–156

ZAVŘEL, J. 1927: Metamorfosa několika nových Chironomidů (S diagnosami imag od J. J. Kieffera). Metamorphose einiger neuer Chironomiden (mit Imago-Diagnosen von J. J. Kieffer). – Acta Soc. Sci. nat. moravo-siles. **3:** 251–282

SPIXIANA	Supplement 11	31–36	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

Trichochilus, a new genus of Orthocladiinae

(Diptera, Chironomidae)

By **Ole A. Saether**

Museum of Zoology, Bergen, Norway

SAETHER, O. A. (1985): *Trichochilus,* a new genus of Orthocladiinae (Diptera, Chironomidae). – Spixiana, Suppl. 11: 31–36.

A generic diagnosis is given for the female imago of *Trichochilus* gen. nov. The genus differs from other orthoclads in having hairy eyes, broad frontal tubercles, very short clypeus without setae, tentorium without sieve pore, short palp, numerous short setae on squama, no acrostichals, sensilla chaetica on all metatarsi including those of front leg, no tibial comb, very large pulvilli, well divided gonapophyses VIII and tergite IX, sphaerical seminal capsules with microtrichia, separate openings of ducts, and distinct microtrichia on labia. The genus superficially appears related to *Rheocricotopus* Thienemann & Harnisch and related genera, but a number of features shows that *Trichochilus* probably is closer to *Dratnalia* Saether & Halvorsen. – *Trichochilus lacteipennis* (Johannsen, 1908) n. comb., is described from the female imago.

Prof. Ole A. Saether, Museum of Zoology, University of Bergen, N-5000 Bergen, Norway.

While reviewing some types and species of the genus *Rheocricotopus* Thienemann & Harnisch, 1932 the type of *Trichocladius lacteipennis* Johannsen, 1908 was examined. This female imago is unique among the Orthocladiinae in several features and clearly does not belong in any known genus. Although it may be preferable not to describe a new genus based on a single female imago the unique features makes the genus both easily recognizable and a description highly desirable.

Morphological terminology follows SAETHER (1980).

Trichochilus gen. nov.

Type species: *Trichochilus lacteipennis* (Johannsen 1908: 282) n. comb. by present designation.

Diagnostic characters: The wide frontal tubercles, very short clypeus without setae, shape of the tentorium without sieve pore, slender, 4-segmented palp and presence of strong microtrichia on the genital labia all are nearly unique features among the Orthocladiinae. Also the combination of hairy eyes, very short palps, apparent axillary vein, numerous short setae on squama, absence of acrostichals, tarsal pseudospurs and hind tibial comb, presence of sensilla chaetica on all metatarsi including front leg, large empodium and pulvilli, large gonocoxite with numerous setae, tergite IX well divided into two setigerous protrusions, gonapophyses well divided into two principal lobes and distinct apodeme lobe, seminal capsule sphaerical with microtrichia, and spermathecal ducts with distinctly separate openings and no enlargement or bulbs before opening sets the genus distinctly apart from other orthoclads.

Etymology: From Greek *trichos,* hair, and *cheilos,* a margin, lip, referring to the strong microtrichia on the genital labia.

Description

Female imago

Moderately large species. (Wing length about 3.2 mm.)

Antenna. With 5 flagellomeres, 1–4 each with 2 sensilla chaetica, 5 with about 10 sensilla chaetica. Antennal ratio 0.69 (in only known species).

Head. Eye rather strongly exserted on head, conspicuously hairy, without dorsomedian extension. Temporals consisting of few dorsal postorbitals and no verticals. Clypeus conspicuously reduced, less than half as long as wide, without setae. Tentorium characteristic, without sieve pore and only gradually tapering towards posterior tentorial pit, with basal microtrichia. Only 4 palpal segments, third palpal segment no longer than second and barely longer than first, with 2 spine-like sensilla clavata at apex, fourth segment longer than second and third combined. Wide frontal tubercles present. Coronal suture reduced.

Thorax. Antepronotum strongly developed, median lobes narrowed medially, in contact at point or short suture anterior of scutal projection, with several lateral setae. Acrostichals absent; dorsocentrals few, uniserial; prealars several; supraalars absent. Scutellum with few setae in single, transverse row.

Wing. Membrane with fine punctation of microtrichia visible at 250 ×, free of setae. Anal lobe well developed, slightly projecting. Costa moderately extended, R_{2+3} in the middle between R_1 and R_{4+5}, R_{4+5} ends clearly distal to end of M_{3+4}, FCu lies clearly distally of FCu, Cu_1 straight, vannal fold and An both ends distally of FCu, apparent axillary vein present. R and R_1 with few setae. Sensilla campaniformia in normal numbers (about 10 at base, 3 below setae and 15 at apex of brachiolum, 2 on subcosta, 1 on FR, and 1 at base of R_1). Squama with numerous, relatively short setae.

Legs. Tibial spurs relatively short, straight, with hair-like lateral denticles barely indicated on each spur of hind and mid leg and absent on spur of front tibia. Hind tibial comb absent, or indicated by 2 short spine-like setae. Pseudospurs absent. Sensilla chaetica present in low numbers in basal $^1/_4$ of tarsomere 1 of front leg, in moderate numbers in basal $^1/_3$ of mid leg and hind leg. Pulvilli and empodium conspicuously large.

Abdomen. Tergites with setae in large, pale spots; primarily in posterior half of tergites VI–VIII, more extensive on V and covering most of tergites I–IV.

Genitalia. Gonocoxite very large and rounded, with numerous setae. Tergite IX strongly divided into two setigerous protrusions with several setae. Gonapophysis VIII divided into large rounded, broadly brush-like ventrolateral lobe; well developed dorsomesal lobe; and distinct apodeme lobe not covered by principal lobes. Labia well developed, with conspicuous microtrichia. Seminal capsules sphaerical, with some microtrichia, well sclerotized, without distinct neck. Spermathecal ducts nearly straight, without bulbs before distinctly separate openings. Postgenital plate large and rounded. Cercus small, trapezoided in outline (according to Sublette [1967: 533], lost in holotype.)

Systematics

The female imago shows a number of features rarely found in orthoclads. The hairy eyes and large pulvilli apparently place the genus in the *Rheocricotopus* group of genera. The rather strongly exserted eyes, the placement of the temporals and the presence of the frontal tubercles are found in members of *Nanocladius* Kieffer, 1913 (Saether 1977 a). The shape of the frontal tubercles, however, is unique in *Trichochilus.* A clypeus without any setae is mentioned only in *Asclerina* Reiss (1968: 65) from Nepal. He does, however, not mention if the clypeus also is very short. The tentorium without a sieve pore and gradually tapering to posteriodorsal apex is not common among the orthoclads, but resembles that found in some Diamesinae and Telmatogetoninae (Saether 1971 fig. 3 A, G). The short slender palp re-

sembles that of *Acricotopus* Kieffer, 1921, which also has hairy eyes and strongly developed antepronotum, but genitalia of *Cricotopus* - *Orthocladius* type (Hirvenoja 1973 fig. 36, Saether 1977b fig. 47). The palp of the holotype of the type species has just four segments without any indication of a lost fifth segment. According to Johannsen (1951: 26) and Sublette (1967: 533) there are 4 palpal segments which normally would mean that there really are five palpal segments (see Saether 1969: 2, 1971: 1245). However, the first palpal segment in *Trichochilus* is distinct and may have been taken not as a "palpifer" but as a "true first palpal segment" by Johannsen and Sublette. The presence of sensilla chaetica on all legs including tarsomere 1 of front leg is otherwise found only in *Cricotopus* v. d. Wulp (Hirvenoja 1973: 77).

Trichochilus shares a number of uncommon features with *Dratnalia* Saether & Halvorsen (1981: 278), including the absence of acrostichals, presence of a weak axillary vein, numerous short setae on squama, four palpal segments, absence of hind tibial comb, very large rounded gonocoxite with numerous setae, straight spermathecal ducts, and well developed microtrichia on labia. Among other orthoclad genera microtrichia on the labia are present, but weak only in *Heterotrissocladius* Spärck (Saether 1975: 3; 1977: 76, 101), *Eukiefferiella* Thienemann (G. A. Halvorsen, pers. comm.) and *Rheocricotopus (Rheocricotopus) tuberculatus* Caldwell (1984). 4-segmented palps, absence of hind tibial comb and presence of axillary vein are very uncommon features. The divided gonapophysis VIII and tergite IX resemble those found in *Rheocricotopus,* but the genitalia of *Dratnalia* are of principally the same type and the latter genus apparently forms the sister genus of *Trichochilus.* However, the similarities between the two genera may to a large extent be caused by similar adaptations to phoresis or parasitism by the larva or at least specialized behaviour. A more finalized placement of *Trichochilus* cannot be obtained without the knowledge of the male imago and the immatures.

Trichochilus lacteipennis (Johannsen) n. comb.

(Fig. 1)

Trichocladius lacteipennis Johannsen, 1908: 282
Description of female
Trichocladius lacteipennis Johannsen; Malloch, 1915: 514
Note
Trichocladius lacteipennis Johannsen; Johannsen, 1951: 25, 26
In key, redescription
Hydrobaenus (Trichocladius) lacteipennis (Johannsen); Johannsen in Johannsen & Townes; 1952: 22
In key
Rheocricotopus lacteipennis (Johannsen); Sublette 1967: 532
Redescription

Material examined: Holotype, ♀, U.S.A., Pennsylvania, Harrisburg, at arcs, 12. v., no. 2348 in Cornell University Insect Collections, Ithaca, N. Y.

Notes on type material: The female paratype could not be located.

Description

Female imago (n = 1)

Total length 5.60 mm. Wing length 3.18 mm. Total length/wing length 1.76. Wing length/length of profemur 4.01.

Coloration of thorax yellow with brown vittae and thoracic markings, postnotum blackish. Coxae, trochanters, femora, basal 1/4 of tibia, tarsomere 5 and apices of tibiae and all tarsomeres dark brown, remainder of legs yellow.

Head (Fig. 1 A). Length of flagellomeres (micrometers): 94, 53, 49, 56, 169. AR 0.69. Temporal setae 5, all postorbitals. Clypeus 98 µm long, 236 µm wide, void of setae. Tentorium 195 µm long, 45 µm

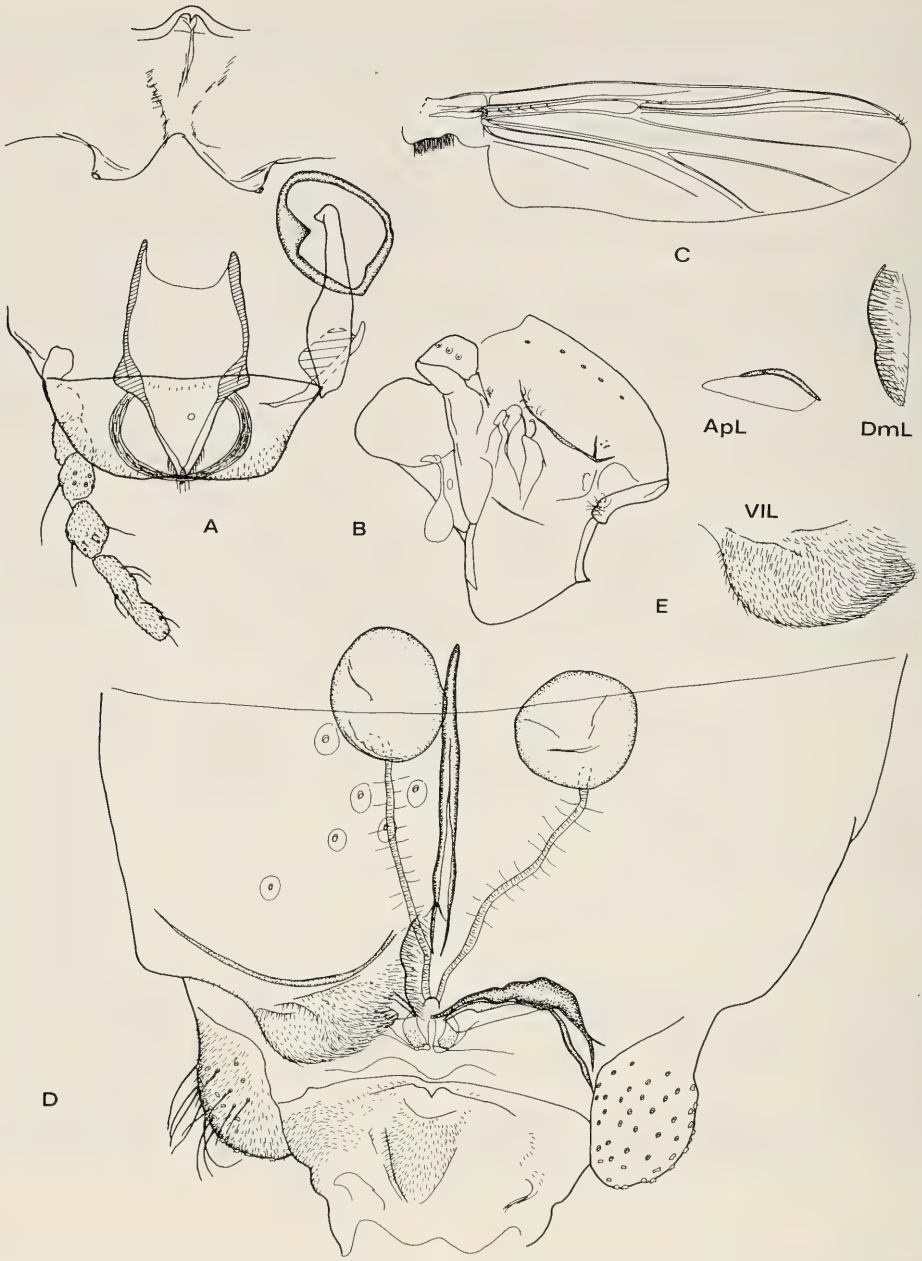


Fig. 1. *Trichochilus lacteipennis* (Johannsen) n. comb., female imago. – A. Head. – B. Thorax. – C. Wing. – D–F. Genitalia; D. Ventral view; E. Dorsal view; E. Lobes of gonapophysis VIII (VlL, ventrolateral lobe; ApL, apodeme lobe; DmL, dorsomesal lobe).

wide. Stipes 135 μm long, 53 μm wide. Palp lengths/width (micrometers): 47/39, 56/41, 56/39, 98/23. Frontal tubercles 53 μm wide, 26 μm high. Coronal suture 38 μm long.

Thorax (Fig. 1B). Antepronotum with 9 lateral setae. Dorsocentrals 6, prealars 6. Scutellum with 6 setae. Humeral pit small and indistinct, consisting of several circular spots. (Not large and distinct as mentioned by JOHANNSEN [1951: 26].)

Wing (Fig.1C). VR 1.27. Costal extension 113 μm long. Brachiolum with 1 seta, R with 5 setae, R_1 with 1 seta, and costal extension with 3 non-marginal setae. Squama with 44 setae.

Legs. Spur of front tibia 62 μm long, spurs of middle tibia 41 μm and 38 μm long, of hind tibia 60 μm and 16 μm long. Width at apex of front tibia 66 μm, of middle tibia 64 μm, of hind tibia 74 μm. Hind tibia with 2 apical spiniform setae, both 26 μm long. Sensilla chaetica 3 at 0.15–0.21 of ta_1 of front leg, 15 at 0.11–0.24 of ta_1 of middle leg, 10 at 0.17–0.35 of ta_1 of hind leg. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5	LR	BV	SV	BR
p_1	794	1087	643	369	246	161	–	0.59	–	2.93	2.3
p_2	907	1040	501	284	208	151	95	0.48	3.32	3.89	1.3
p_3	926	1238	662	340	241	142	95	0.53	3.46	3.27	2.3

Abdomen. Number of setae on T I–VIII as: 85, 125, 133, 101, 84, 54, 30, 35. Number of setae on S I–VIII as: 0, 16, -, 21, 23, 26, 24, 15.

Genitalia (Fig. 1D–E). Gonocoxite IX with 49 setae. Tergite IX with altogether 29 setae. Cercus lost. Seminal capsule 109 μm long, 105 μm wide. Notum 143 μm long.

Acknowledgement

I am indebted to Dr. J. K. Liebherr, Cornell University, Ithaca, N. Y., for the loan of the holotype of *T. lacteipennis;* and to my wife, Mrs. Unni Saether, for making the drawing and typing the manuscript. Her assistance was made possible through a grant from the Norwegian Research Council.

References

CALDWELL, B. A. 1984: Two new species and records of other chironomids from Georgia (Diptera: Chironomidae) with some observations on ecology. – Georgia J. Sci. **42:** 81–96

HIRVENOJA, M. 1973: Revision der Gattung *Cricotopus* van der Wulp und ihrer Verwandten. – Ann. zool. fenn. **10:** 1–363

JOHANNSEN, O. A. 1908: New North American Chironomidae. In: FELT, E. P. (ed.): 23rd report of the State Entomologist on injurious and other insects of the State New York, 1907. – Bull. N. Y. St. Mus. **124:** 264–285

— — 1951: Revision of the species of the subgenus *Trichocladius* from the Northeastern States (Chironomidae, Diptera). – Bull. Brooklyn ent. Soc. **46:** 24–27

JOHANNSEN, O. A. & H. K. TOWNES, Jr. 1952: Diptera of Connecticut – Tendipedidae (Chironomidae). In: TROXELL, E. L. (ed.): Guide to the insects of Connecticut VI. – Bull. Conn. St. geol. nat. Hist. Surv. **80:** 1–147

MALLOCH, J. R. 1915: The Chironomidae or midges of Illinois, with particular reference to the species occurring in the Illinois river. – Bull. Ill. St. Lab. nat. Hist. **10:** 275–543

REISS, F. 1968: Neue Chironomiden-Arten (Diptera) aus Nepal. – Khumbu Himal **3:** 55–73

SAETHER, O. A. 1969: Some Nearctic Podonominae, Diamesinae, and Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae). – Bull. Fish., Res. Bd Can. **170:** 1–154

— — 1971: Notes on general morphology and terminology of the Chironomidae (Diptera). – Can. Ent. **103:** 1237–1260

— — 1975: Nearctic and Palaearctic *Heterotrissocladius* (Diptera: Chironomidae). – Bull. Fish. Res. Bd Can. **193:** 1–67

— — 1977a: Taxonomic studies on Chironomidae: *Nanocladius, Pseudochironomus* and the *Harnischia* Complex. – Bull. Fish. Res. Bd Can. **196:** 1–143

— — 1977b: Female genitalia in Chironomidae and other Nematocera: morphology, phylogenies, keys. – Bull. Fish. Res. Bd Can. **197:** 1–210

— — 1980: Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). – Ent. scand. Suppl. **14:** 1–51

SAETHER, O. A. & G. A. HALVORSEN 1981: Diagnoses of *Tvetenia* Kieff. emend., *Dratnalia* n. gen., and *Eukiefferiella* Thien. emend., with a phylogeny of the *Cardiocladius* group (Diptera: Chironomidae). – Ent. scand. Suppl. **15:** 269–285

SUBLETTE, J. E. 1967: Type specimens of Chironomidae (Diptera) in the Cornell University Collection. – J. Kansas ent. Soc. **40:** 477–564

SPIXIANA	Supplement 11	37–54	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

The imagines of Mesosmittia Brundin, 1956, with description of seven new species

(Diptera, Chironomidae)

By **Ole A. Saether**

Museum of Zoology, Bergen, Norway

SAETHER, O. A. (1985): The imagines of *Mesosmittia* Brundin, 1956, with description of seven new species (Diptera, Chironomidae). – Spixiana, Suppl. 11: 37–54.

A generic diagnosis is given for male and female imagines of *Mesosmittia* Brundin, 1956. The genus apparently is most closely related to *Camptocladius* v. d. Wulp and *Pseudosmittia* Goetghebuer. A key to male imagines is given. One new Neotropical species, *Mesosmittia truncata,* and six new Nearctic species are described as male imagines: *Mesosmittia acutistylus, Mesosmittia lobiga, Mesosmittia mina, Mesosmittia patrihortae, Mesosmittia prolixa, Mesosmittia tora.* The male and female of *Mesosmittia flexuella* (Edwards) are redescribed.

Prof. Ole A. Saether, Museum of Zoology, University of Bergen, N-5000 Bergen, Norway.

Introduction

When visiting different research institutions in U.S.A. I was made aware of a new species of *Mesosmittia* Brundin with apical extension of the gonocoxite. In order to compare the new species with other material I checked through material previously determined by SUBLETTE & SUBLETTE (1979: 77–78) as *Mesosmittia flexuella* (Edw.) and *Mesosmittia* n. sp. and by me as *M. flexuella* (SAETHER 1973: 59), and found that several closely related species were involved. A comparison with material from the British Museum (Natural History) (B. M. N. H.) revealed that *M. flexuella* not was conspecific with any of the Nearctic species. Material in the B. M. N. H. from the Panama Canal zone included a new species of *Mesosmittia.* A description of the seven new species together with redescriptions of male and female imagines of *M. flexuella* and a key to male imagines of the genus follows below.

Material and methods

The general morphological terminology follows SAETHER (1980) with the exception that the apical "spine" of the male gonostylus is termed megaseta. The measurements are given as ranges followed by a mean when three or more specimens are measured; n = number measured. In the figures of the male hypopygium the dorsal aspect is shown to the left, the ventral aspect and the apodemes to the right.

The holotypes are deposited at the Museum of Zoology (ZMBN), Bergen, Norway. Further material has been deposited at British Museum of Natural History (BMNH), London, England; Canadian National Collection (CNC), Ottawa, Ont., Canada; U.S. National Museum (USNM), Washington, D.C., U.S.A.; Zoologische Staatssammlung (ZSM), Munich, West Germany; and collection of James E. Sublette (JES), Portales, New Mexico.

Mesosmittia Brundin, 1956

Mesosmittia formally is a synonym of *Pseudorthocladius* Edwards, 1932, and not of *Pseudorthocladius* of authors (equals *Pseudokiefferiella* LAURENCE, 1951 not Zavřel, 1941 unavailable). However, according to current usage and following the proposal by CRANSTON (1975: 90) the name *Mesosmittia* is retained here.

Type species: *Mesosmittia flexuella* (Edwards, 1929: 319) by original designation.

Other included species: *Mesosmittia acutistylus* spec. nov. *Mesosmittia lobiga* spec. nov., *Mesosmittia mina* spec. nov., *Mesosmittia patrihortae* spec. nov., *Mesosmittia prolixa* spec. nov., *Mesosmittia tora* spec. nov., *Mesosmittia truncata* spec. nov.

Diagnostic characters: The strongly sinuate Cu_1 combined with the presence of setae on squama; costa scarcely or not extended except in Neotropical species; presence of a complete row of acrostichals; elongate female antenna with peculiar, long, adpressed sensilla chaetica; characteristic ridge-like elevation of the male tergite IX without an anal point proper; and the characteristic, divided female gonapophysis VIII; easily separate the imagines from all other orthoclads.

The pupa is unknown.

The larva is characterized by the lack of procercus, anal setae, and mandibular setae subdentalis and interna combined with the presence of simple labral S setae and short posterior parapods with weak claws.

Imago

Coloration brown to blackish brown with more or less distinctly paler median portion of middle and hind tibiae and paler tarsi. Eyes bare, not extended dorsomedially. Male antenna with 13 flagellomeres; antennal groove beginning at flagellomere 3; flagellomeres 2, 3 and 13 with sensilla chaetica, those of 2 and 3 very broad, characteristic (Fig. 1A); AR between 0.8 and 1.8. Female antenna exceptionally long, with 5 flagellomeres; flagellomeres 1–4 with 1 pair, flagellomere 5 with 3 pairs of long, adpressed sensilla chaetica with wavy margins (Fig. 2A). Temporals divided into very weak inner verticals and strong outer verticals. Palp 5-segmented, third and fourth segment subequal, fifth slightly longer than fourth; third segment with 1–3 slender sensilla clavata at apex. Antepronotum well developed; lobes narrowed medially, in narrow contact anterior of scutal projection, with or without weak lateral setae. Dorsocentrals uniserial, acrostichals in complete row beginning near scutal projection, 3–8 prealars, supraalar always present. Scutellars few, uniserial. Wing membrane without setae, punctation of microtrichia visible at 300 ×. Anal lobe well developed, more or less projecting. Costa not or barely extended or, in the Neotropical species, strongly extended, extension longer in female; R_{2+3} ends in the middle between ends of R_1 and R_{4+5}; R_{4+5} ends above or slightly distal to end of M_{3+4}; vannal fold ends distal, An proximal, to FCu; Cu_1 sinuate; FCu lies widely distal to RM. Sensilla campaniformia about 10 at base of brachiolum, 3 below setae, and about 10 at apex of brachiolum; 1 at base of subcosta; 1 on FR, and 1 at base of R_1. Brachiolum with 1–2 setae; R with or without setae in male; R, R_1 and R_{4+5} with setae in female. Squama with 1–10 setae. Pulvilli vestigial. Comb and hind tibial spurs normal. Pseudospurs and sensilla chaetica of tarsi absent. Setae of abdomen scattered, but apparently always with basal setae. Male without anal point proper, tergum IX with ridgelike elevation carrying several weak lateral setae. Phallapodeme well developed, with triangular aedeagal lobe. Transverse sternapodeme slightly curved to nearly straight with distinct oral projections. Virga present, with broad rounded base and strongly to very weakly sclerotized caudal point. Male gonocoxite with very weak to well developed inferior volsella carrying sclerotized medial rounded or pointed medial projection; often with apical or preapical, rounded or pointed, caudally or medially directed extension with or without setae. Gonostylus with distinct elongate, but low crista dorsalis and very short, pale megaseta. Tergite IX of female divided, with several setae. Gonocoxite IX well developed with sclerotized margin against tergite IX, with several strong and a few weak setae. Gonapophysis VIII divided, with pointed dorsomesal lobe, large ventrolateral lobe with anterior lobe covering dorsomesal lobe, and distinct apodeme

lobe. Sternite VIII with a concave floor with microtrichia covering anterior part of vagina. Postgenital plate large, triangular with rounded apex. Cercus relatively long and broad. Seminal capsule apparently pear-shaped, with distinct neck. Spermathecal ducts with loops, openings apparently separate.

Pupa – Unknown.

Larvae – See STRENZKE (1950b: 105) and CRANSTON, OLIVER and SAETHER (1983: 180).

Systematics

BRUNDIN (1956: 164) places *Mesosmittia* as a clear member of the *Pseudosmittia* group. SAETHER (1977 fig. 36) placed the genus in the same group as *Camptocladius* v. d. Wulp, *Prosmittia* Brund. and *Pseudosmittia* Goetgh. This position is confirmed both by similarities in the male imago (antenna, wing and hypopygium) as well as in apparent synapomorphies in the larvae. *Mesosmittia, Pseudosmittia* and *Camptocladius,* for instance, all lack a seta interna, and *Mesosmittia* and *Pseudosmittia* both lack a seta subdentalis which is reduced in *Camptocladius.*

Two subantarctic genera described by SUBLETTE & WIRTH (1980), *Nakataia* and *Hevelius,* and two genera described by SAETHER (1982) from the southeastern States, *Unniella* and *Platysmittia,* also have a fringed squama separating them from other genera in the *Smittia – Parakiefferiella – Pseudosmittia* group. *Hevelius* and *Platysmittia* both have a strong virga not unlike that of *Mesosmittia.* The hypopygium of *Hevelius* shows some resemblance to *Mesosmittia;* both *Platysmittia* and *Mesosmittia* (but also *Camptocladius* and *Pseudosmittia)* have distinctly reduced inner verticals. *Hevelius* and some *Platysmittia* (SAETHER 1982: 503, 1985: 527), however, lack acrostichals. *Platysmittia* appears most closely related to *Acamptocladius* Brund. (see SAETHER 1985: 527). Most likely the similarities in wing venation and presence of setae on squama are symplesiomorphies compared with other members of the *Pseudosmittia* group.

Camptocladius has similar wide sensilla chaetica on the male flagellum and also the female have very broad sensilla chaetica. However, *Smittia* and *Pseudosmittia* also have characteristically widened antennal sensilla chaetica and this characteristic must be connected with adaptation to a terrestrial way of life. A female flagellum like that of *Mesosmittia* has not been observed in any other orthoclad. The female genitalia of *Mesosmittia* are unique. The ventrolateral lobe is somewhat similar to that of *Chaetocladius* (SAETHER 1977 fig. 54 C), but other details are not very similar. There is a somewhat sclerotized margin of the gonocoxite against tergite IX as in *Pseudosmittia,* but otherwise the similarities with this genus appear slight, and the genitalia of *Camptocladius* appear to be closer. However, the gonapophyses VIII differ. The exact position of *Mesosmittia* cannot be properly estimated until all the immatures of all the other genera of the group are known and *Pseudosmittia* revised. Based on the present knowledge, however, the genus appears to be intermediate between *Camptocladius* and *Pseudosmittia* perhaps with *Camptocladius* as the closest related genus.

The genus is, based upon the known male imagines, quite homogeneous. *Mesosmittia prolixa* spec. nov. and *Mesosmittia mina* spec. nov. form sister species characterized by a reduced inferior volsella and distinct apical projection of the gonocoxite. *Mesosmittia tora* spec. nov., *Mesosmittia patrihortae* spec. nov. and *Mesosmittia truncata* spec. nov. may form another group, characterized by a similar inferior volsella with a rounded, knob-like projection. *M. tora* also has a variable projection of the gonocoxite and *M. patrihortae* and *M. truncata* have more or less reduced inferior volsellae. Even if the three species are very similar either *M. tora* or the two lastmentioned species could form the sister group of the two firstmentioned species combined. Most likely, however, they form a group and the apical projection of the gonocoxite is secondarily reduced in *M. patrihortae* and *M. truncata. M. acutistylus* spec. nov. probably is the sister species of *M. lobiga* plus *M. flexuella* with these combined forming the sister group of the other species.

Key to known males of *Mesosmittia* Brundin

1. Inferior volsella very low with only knob-like projection distinct; gonocoxite either with apical, posteriorly directed, rounded projection carrying several setae or with preapical, posteriomedially directed, pointed projection without setae 2
– Inferior volsella well-developed (see, however, *M. patrihortae*); gonocoxite without or with rounded preapical, posteriomedially directed projection with setae 3
2. Gonocoxite with apical, posteriorly directed, rounded projection carrying several setae (Fig. 5 D–E): . . . . . *Mesosmittia prolixa* spec. nov.
– Gonocoxite with preapical, posteriomedially directed sharply pointed projection without setae (Fig. 4 B) . . . . . *Mesosmittia mina* spec. nov.
3. Gonostylus strongly tapering, inferior volsella strongly sclerotized (Fig. 3 B) . . . . . *Mesosmittia acutistylus* spec. nov.
– Gonostylus at most slightly tapering, inferior volsella not strongly sclerotized 4
4. Squama with 9–10 setae, AR 1.7–1.8, virga weak (Fig. 1 E) . . . . . *Mesosmittia flexuella* (Edw.)
– Squama with 1–6 setae, AR 0.8–1.5 (unknown in *M. lobiga*), virga stronger 5
5. Inferior volsella clearly widest at rounded knob-like projection (Figs. 4 D–E, 5 D–E, 6 D) 6
– Inferior volsella at least equally wide posterior of more pointed projection (Fig. 3 D) . . . . . *Mesosmittia lobiga* spec, nov.
6. Gonocoxite with preapical, posteriomedially directed, more or less distinct rounded projection with a few setae (Figs. 5 D–E) . . . . . *Mesosmittia tora* spec. nov.
– Gonocoxite without projection (Figs. 4 D–E, 6 D) 7
7. AR 1.2–1.5, VR 1.2–1.3, costal extension 8–34 μm long . . . . . *Mesosmittia patrihortae* spec. nov.
– AR about 0.8, VR higher than 1.4, costal extension about 116 μm long . . . . . *Mesosmittia truncata* spec. nov.

Mesosmittia flexuella (Edw.)

(Fig. 1, 2)

Spaniotoma (Orthocladius) flexuella Edwards, 1929: 349
Orthocladius (Pseudorthocladius) flexuellus (Edw.), Goetghebuer 1932: 93; Edwards 1932a: 141, 1932b: 167
Limnophyes macrocerus Goetghebuer, 1937: 278
Limnophyes flexuella (Edw.), Goetghebuer 1940–50: 134
"*Limnophes*" *flexuellus* (Edw.), Strenzke 1950a: 327, 1950b, female and larva not male
Hydrobaenus (Pseudorthocladius) flexuellus (Edw.), Laurence 1951: 165
Mesosmittia flexuella (Edw.), Brundin 1956: 164; Cranston 1975: 90, Pinder 1978: 89
nec *Mesosmittia flexuella,* Saether 1973: 59 (= *Mesosmittia tora* spec. nov.)
nec *Mesosmittia flexuella,* Sublette & Sublette 1979: 77 (= *Mesosmittia lobiga* spec. nov.)

Material examined: Lectotype, male, Slapton, S. Devon, England, 7/9/1888, leg. G. Verall (Verall Bequest 1911–411, *Orthocladius minutus* Zett ??), det. F. W. Edwards 1930, by present designation. Paralectotypes, 1 male, Snailbeach, Salop, England, 22–28/7/1920, leg. F. W. Edwards 1920–277; 2 males, Whernside, Yorks. England, 19/6/24, leg. F. W. Edwards (one with hypopygium lost from a plastic strip adhered to the pin do not belong to *Mesosmittia,* but to *Psectrocladius).* 1 male, 1 female, Pen-y-Gent. N. W. Yorks, England, 28/6–4/7–1930, leg. F. W. Edwards, BM 1930–307; 2 males, Cekn-y-Gulch, Gwynedd, Wales, 9/10–1975, leg. P. S. Cranston (23/914 244 and 23/806 164), B. M. 1975–497 (all BMNH).

Diagnostic characters: See key on p. 40.

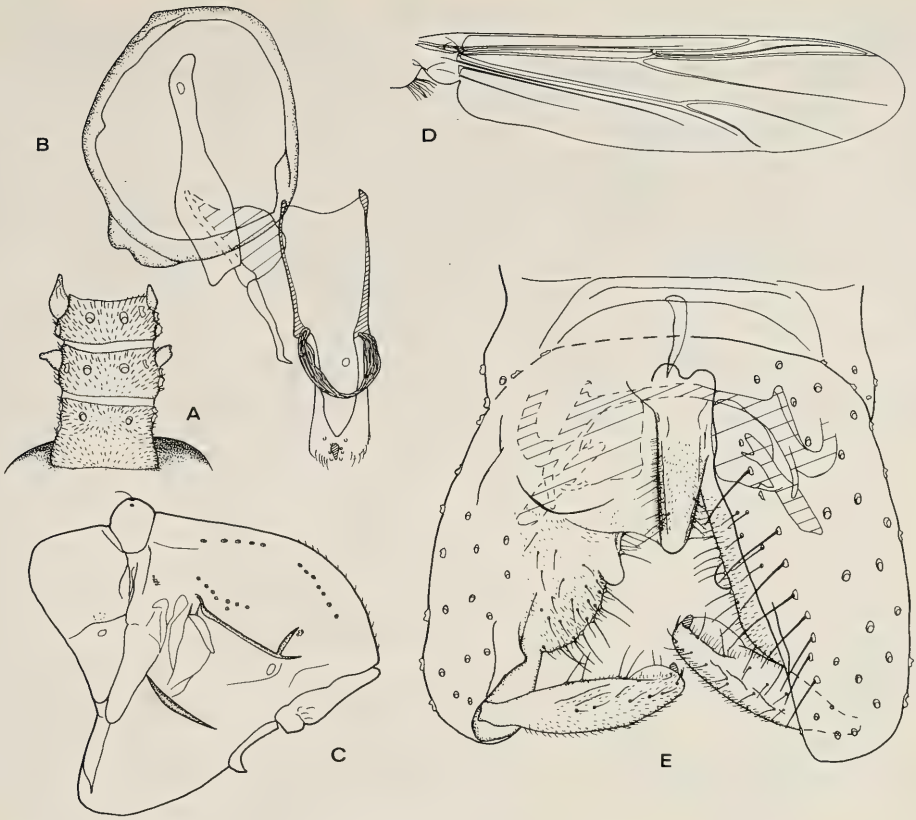


Fig. 1. *Mesosmittia flexuella* (Edw.), male imago: A. Basal antennal segments; B. Cibarial pump, tentorium and stipes; C. Thorax; D. Wing; E. Hypopygium.

Description

Male imago (n = 5–6, except when otherwise stated)

Total length 2.84–3.07, 2.94 mm (3). Wing length 1.58–1.76, 1.65 mm. Total length/wing length 1.63–1.78 (2). Wing length/length of profemur 2.57–2.61 (2). Coloration blackish brown with very indistinct tibial rings and very slightly paler tarsi.

Head. Flagellomeres 2–3 as in Fig. 1A. AR 1.62–1.80, 1.70. Ultimate flagellomere 520–595, 551 μm long. Temporal setae 6–10, 9; including 1–4, 3 inner verticals and 4–7, 6 outer verticals. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 1B. Tentorium 143–169, 157 μm long; 30–38, 34 μm wide at sieve pore. Stipes 128–158, 141 μm long; 45–56, 51 μm wide. Palp lengths (micrometers): 34–38, 36; 41–68, 60; 98–120, 108; 98–116, 106; 122–137, 131.

Thorax (Fig. 1C). Antepronotum with 1–6, 3 lateral setae. Dorsocentrals 9–12, 10; acrostichals 14–17, 15; prealars 5–9, 8. Scutellum with 8 setae.

Wing (Fig. 1D). VR 1.25–1.36, 1.36, 1.31. C extension 0–30, 17 μm (4) long. Brachiolum with 1–2, 2 setae, R with 0–3, 1 setae. Squama with 7–10, 9 setae.

Legs. Spur of front tibia 53–64, 57 μm long; spurs of middle tibia 23–34, 29 μm and 23–32, 26 μm (4) long; of hind tibia 49–56, 53 μm and 15–21, 19 μm long. Width at apex of front tibia 38–45, 42 μm; of middle tibia 39–49, 41 μm; of hind tibia 49–60, 55 μm. Comb with 12–13, 12 setae; shortest seta 23–26, 24 μm long; longest seta 42–45, 43 μm long. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

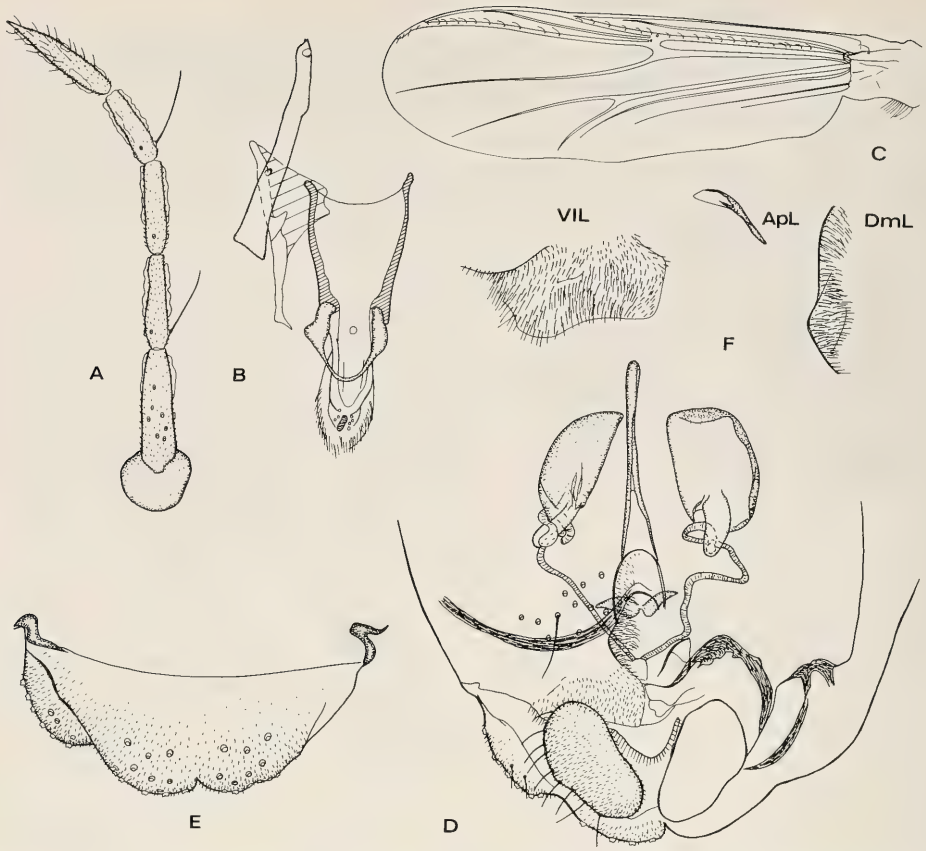


Fig. 2. *Mesosmittia flexuella* (Edw.), female imago: A. Antenna; B. Cibarial pump, tentorium and stipes; C. Wing; D. Genitalia in dorsal aspect; E. Genitalia in ventral aspect; F. Lobes of gonapophysis VIII (VlL, ventrolateral lobe; ApL, apodeme lobe; DmL, dorsomesal lobe).

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	605–680,643	775–851,803	397–435,408	246–265,253	151–180,171	109–113,112	66–85,77
p_2	647–728,689	695–737,714	284–293,286	151–180,164	113–132,123	80– 85, 84	71–76,74
p_3	671–784,730	794–869,826	435–482,464(4)	227–246,235(4)	180–203,193(4)	98–113,105(4)	76–85,82(3)

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.50–0.51,0.51	2.87–3.30,3.02	3.48–3.62,3.54	2.4–2.7,2.6(4)
p_2	0.39–0.41,0.40	3.66–4.01,3.81	4.73–5.00,4.90	2.5–3.3,2.9
p_3	0.55–0.58,0.56(4)	3.26–3.32,3.28(3)	3.29–3.41,3.36(4)	3.6–3.8,3.7(3)

Hypopygium (Fig. 1E). Tergum IX with 15–16, 16 setae, laterosternite IX with 6–7, 7 setae. Phallapodeme 84–94, 91 μm long; transverse sternapodeme 83–101, 91 μm long. Virga weakly sclerotized; 23–60, 39 μm long. Gonocoxite 218–229, 219 μm long with well developed inferior volsella; distance along inner margin from apex of gonocoxite to apex of inferior volsella 45–49, 48 μm; width of inferior volsella including knob-like projection 21–26, 25 μm; width excluding projection 19–23, 22 μm. Gonostylus 101–116, 110 μm long; with slightly and evenly rounded outer margin and nearly straight inner margin; crista dorsalis well developed, but low; megaseta 8 μm long. HR 1.93–2.04, 1.98; HV 2.52–2.65, 2.58. (3).

Female imago (n = 1)

Total length 2.44 mm. Wing length 1.31 mm. Total length/wing length 1.86. Wing length/length of profemur 2.62. Coloration as in male except wings rather smoky.

Head. Antenna (Fig. 2A) with AR 0.33. Length of flagellomeres in micrometers: 135, 101, 105, 86, 143. Temporal setae 5, including 1 inner vertical and 4 outer verticals. Clypeus with 4 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 2B. Tentorium 169 μm long, 30 μm wide at sieve pore. Stipes 154 μm long, 56 μm wide. Palp lengths (micrometers): 34, 49, 83, 86, 116. Third palpal segment with 3 apicomedian sensilla clavata. Coronal suture reduced, present only ventrally, 41 μm long.

Thorax. Antepronotum with 3 lateral setae. Dorsocentrals 11, acrostichals 17, prealars 5. Scutellum with 8 setae.

Wing (Fig. 2C). VR 1.23. C extension 64 μm long. Brachiolum with 1 seta, R with 10 setae, R_1 with 5, R_{4+5} with 1, costal extension with 2 nonmarginal setae. Squama with 9 setae.

Legs. Spur of front tibia 32 μm long, spurs of middle tibia 30 μm and 28 μm long, of hind tibia 45 μm and 15 μm long. Width at apex of front tibia 41 μm, of middle tibia 38 μm, of hind tibia 45 μm. Comb with 11 setae, 23–34 μm long. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5	LR	BV	SV
p_1	501	610	302	180	132	85	66	0.50	3.05	3.67
p_2	539	576	227	127	95	57	47	0.39	4.18	4.92
p_3	567	643	331	170	151	80	57	0.51	3.36	3.66

Abdomen. Number of setae on tergites I–VIII as: 21, 27, 40, 41, 48, 46, 39, 20. Number of setae on sternites I–VIII as: 0, 2, 6, 9, 14, 16, 14, 22.

Genitalia (Fig. 2E–F). Gonocoxite with 10 strong and 5 very weak setae. Tergite IX with 24 setae. Cercus 90 μm long. Seminal capsule 90 μm long with an about 60 μm long distinct neck, width not measurable. Notum 94 μm long.

Remarks

M. flexuella is much larger than any Nearctic species. It has a higher number of setae on the squama, and higher antennal ratio. Many of the differences are size dependent and the species is very close to *M. lobiga* spec. nov. from New Mexico. All the Palaearctic specimens described probably are true *M. flexuella* since the descriptions mentioned squama as fully fringed, with several setae or similar. The female specimen described here is considerably smaller than the males even from in the same collection (Edwards 1932b: 167). The length of the thorax, tentorium, stipes and basal palp segments indicate that the shorter legs and wings are sexually dimorphic.

Mesosmittia acutistylus spec. nov.

(Figs. 3A–B)

Mesosmittia new species 1, Sublette & Sublette 1979: 78

Type locality: U.S.A., New Mexico, Canadian River south of Logan.

Type material: Holotype, male, sweepnet, Canadian River 1 mile south of Logan on highway 54, New Mexico, 5/8/76, leg. J. E. Sublette, in coll. Mus. Zool. Univ. of Bergen (ZMBN No. 86).

Diagnostic characters: See key on p. 40.

Etymology: From Latin *acutus,* sharp, pointed; and Greek *stylos,* referring to the tapering male gonostylus.

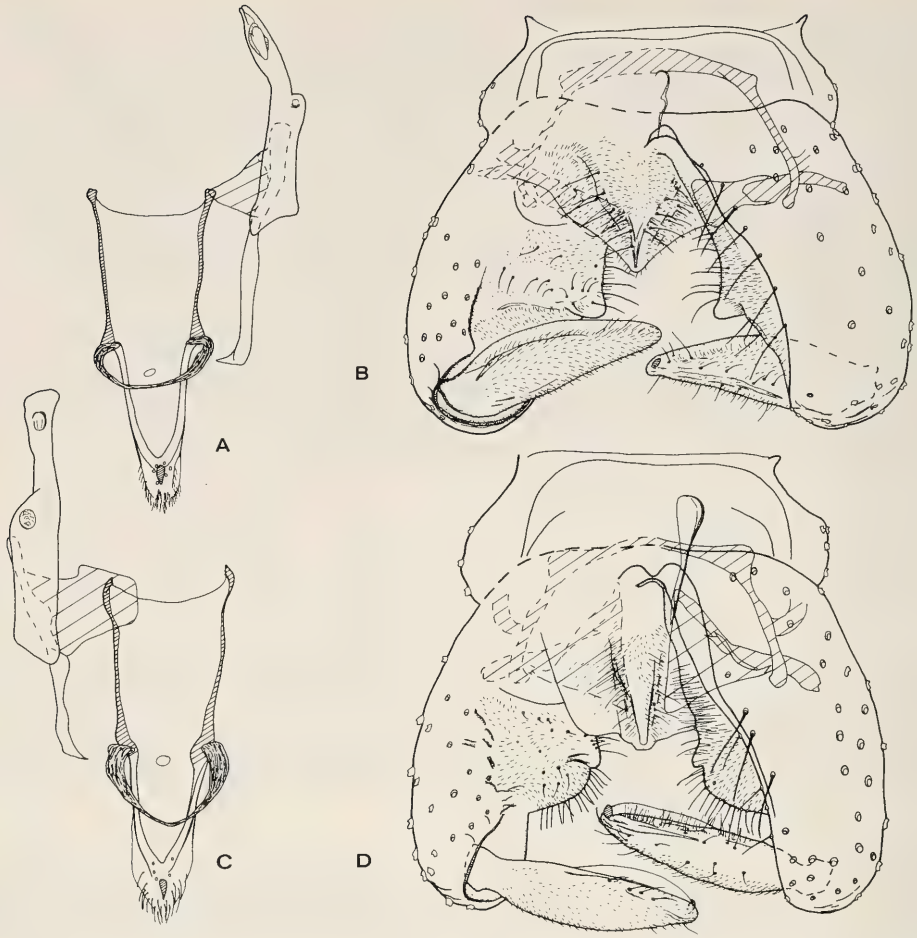


Fig. 3. *Mesosmittia* spp., male imagines: A.–B. *Mesosmittia acutistylus* spec. nov. (A. Cibarial pump, tentorium and stipes; B. Hypopygium). C.–D. *Mesosmittia lobiga* spec. nov. (C. Cibarial pump, tentorium, and stipes; D. Hypopygium).

Description

Male imago (n = 1)

Total length 2.16 mm. Wing length 1.13 mm. Total length/wing length 1.91. Wing length/length of profemur 2.86. Coloration brown with indication of paler tarsi and middle portions of tibia of middle and hind legs.

Head. AR 1.34. Ultimate flagellomere 386 μm long. Temporal setae 9 including 4 inner verticals and 5 outer verticals. Clypeus with 10 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 3 A. Tentorium 120 μm long, 19 μm wide at sieve pore. Stipes 120 μm long, 41 μm wide. Palp lengths (micrometers): 26, 51, 79, 71, 86.

Thorax. Antepronotum with 4 lateral setae. Dorsocentrals 10, acrostichals 11, prealars 7. Scutellum with 8 setae.

Wing. VR 1.27. C extension 49 μm long. Wing incomplete with setae on veins not countable. Squama with 3 setae.

Legs. Spur of front tibia 38 µm long, spurs of middle tibia 15 µm and 11 µm long, of hind tibia 41 µm and 15 µm long. Width at apex of front tibia 32 µm, of middle tibia 34 µm, of hind tibia 41 µm. Comb with 10 setae, 15–32 µm long. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5	LR	BV	SV	BR
p_1	397	510	217	118	90	61	47	0.43	3.56	4.18	2.4
p_2	473	482	198	95	66	47	47	0.41	4.52	4.82	3.1
p_3	491	567	293	142	123	66	57	0.52	3.48	3.61	3.4

Hypopygium (Fig. 3 B). Tergum IX with 15 weak setae, laterosternite IX with 6 setae. Phallapodeme 86 µm long, transverse sternapodeme 75 µm long. Virga not very distinct, 30 µm long. Gonocoxite 173 µm long, with well sclerotized inferior volsella with strong projection. Gonostylus 113 µm long, tapering; with very long, but low crista dorsalis and weak, 5 µm long, megaseta. HR 1.53, HV 1.92.

Mesosmittia lobiga spec. nov.

(Figs. 3 C–D.)

Mesosmittia flexuella, SUBLETTE & SUBLETTE 1979: 77, not EDWARDS, 1929

Type locality: U.S.A., New Mexico, Navajo River.

Type material: Holotype, male, sweepnet; Navajo River (Station E) near Colorado – New Mexico state line at Edith, Colorado; New Mexico 17/7/76, leg J. E. Sublette, in coll. Mus. Zool. Univ. of Bergen (ZMBN No. 87). – Paratypes; 1 male as holotype; 1 male, sweepnet, Pecos River 5 Mi. east of Artesia, Eddy Co., New Mexico, 11/10/74, J. E. Sublette (JES).

Diagnostic characters: See key on p. 40.

Etymology: From Latin *lobus,* lobe, and the dismembered *magnus* (large) leaving –*gus* used as suffix, referring to the large inferior volsella.

Description

Male imago (n = 3, except when otherwise stated)

Total length 2.37–2.63, 2.48 mm. Wing length 1.20–1.43, 1.33. Total length/wing length 1.80–1.98, 1.87. Wing length/length of profemur 2.54–2.77, 2.67. Coloration dark brown, tarsi and middle portion of tibiae slightly more pale.

Head. Antenna lost. Temporal setae 7–8, 8; including 3–4, 4 inner verticals and 4 outer verticals. Clypeus with 5–7, 6 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 3 C. Tentorium 124–135, 130 µm long; 21–30, 26 µm wide at sieve pore. Stipes 116–146, 131 µm long; 45–60, 55 µm wide. Palp lengths (micrometers): 30–38, 33; 49–53, 52; 83–98, 90; 79–86 (2); 109–124, 119.

Thorax. Antepronotum with 0–1, 0 lateral seta. Dorsocentrals 5–9, 7; acrostichals 14–17, 15; prealars 5–6, 5. Scutellum with 7–9, 8 setae.

Wing. VR 1.23–1.32, 1.27. C extension 0–34, 14 µm long. Brachiolum with 1 seta; R with 2–6, 5 setae. Squama with 3–6, 4 setae.

Legs. Spur of front tibia 49–53, 51 µm long; spurs of middle tibia 23–26, 25 µm and 19–23, 20 µm long; of hind tibia 49 µm and 19 µm long. Width at apex of front tibia 34–38, 36 µm; of middle tibia 32–38, 35 µm; of hind tibia 41–47, 44 µm. Comb with 10–13, 12 setae; shortest seta 19–23, 20 µm long; longest seta 38–41, 39 µm long. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	473–529,428	624–680,641	269–312,288	170–189 (2)	123–128 (2)	85–90 (2)	66 (2)
p_2	506–567,531	558–595,576	208–227 (2)	128 (2)	95– 99 (2)	66–76 (2)	57 (2)
p_3	558–614,580	624–699,658	331–369,344	170–194,181	142–170,156	85–95 (2)	66–71 (2)

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.44–0.46,0.45	3.11–3.22 (2)	3.87–4.12,3.96	1.5–2.2,1.9
p_2	0.37–0.38 (2)	3.68–3.87 (2)	5.11–5.13 (2)	2.2–2.5,2.4
p_3	0.51–0.53,0.52	3.18 (2)	3.56–3.69,3.61	3.3–3.4,3.4

Hypopygium (Fig. 3 D). Tergum IX with 15–24, 18 weak setae; laterosternite IX with 6–8, 7 setae. Phallapodeme 83–90. 85 µm long; transverse sternapodeme 79–94, 89 µm long. Virga 41–75, 61 µm long. Gonocoxite 173–198, 186 µm long; with well developed inferior volsella; distance along inner margin from apex of gonocoxite to apex of inferior volsella 43–56, 51 µm; maximum width of volsella 26–30, 27 µm; width at knob-like projection 23–26. 25 µm. Gonostylus 94–116, 109 µm long; crista dorsalis well developed low and elongate; megasetae 4.5–8, 7 µm long. HR 1.65–1.84, 1.72; HV 2.11–2.52, 2.30.

Mesosmittia mina spec. nov.

(Figs. 4 A–B)

Type locality: U.S.A., Georgia, Clarke Co., Athens, Oconee River.

Type material: Holotype, male, Oconee River, Athens, Clarke Co., Georgia, leg. P. L. Hudson, 24/8/78, in coll. Mus. Zool. Univ. of Bergen (ZMBN No. 88).

Diagnostic characters: See key on p. 40.

Etymology: From Latin *mina*, projecting point, referring to the sharply pointed preapical projecting of the male gonocoxite.

Description

Male imago (n = 1)

Total length 2.02 mm. Wing length 1.02 mm. Total length/wing length 1.99. Wing length/length of profemur 2.69. Coloration brown with whitish gonostylus and apex of gonocoxite with projection. Legs with apex and base of middle and hind femora slightly paler, tibiae of middle and hind leg whitish except on basal $^1/_5$ and apical $^1/_6$, tarsi of all legs whitish.

Head. AR 1.23. Ultimate flagellomere 356 µm long. Temporal setae 9, including 5 inner verticals and 4 outer verticals. Clypeus with 11 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 4 A. Tentorium 120 µm long, 19 µm wide at sieve pore. Stipes 116 µm long, 49 µm wide. Palp lengths (micrometers): 26, 45, 66, 71, 99.

Thorax. Antepronotum with lateral setae obscured on examined specimen. Dorsocentrals 6, acrostichals 12, prealars 6. Scutellum with 6 setae.

Wing. VR 1.31. C extension 15 µm long. Brachiolum with 1 seta, R with 1 seta. Squama with 4 setae.

Legs. Spur of front tibia 39 µm long, spurs of middle tibia 23 µm and 17 µm long, of hind tibia 41 µm and 17 µm long. Width at apex of front tibia 26 µm, of middle tibia 23 µm, of hind tibia 36 µm. Comb with 11 setae, 19–38 µm long. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5	LR	BV	SV	BR
p_1	328	491	–	–	–	–	–	–	–	–	–
p_2	397	421	189	90	71	47	47	0.45	3.95	4.33	5.0
p_3	425	491	274	142	123	57	43	0.56	3.27	3.34	4.2

Hypopygium (Fig. 4 B). Tergum IX with 14 weak setae, laterosternite IX with 6 setae. Phallapodeme 64 µm long, transverse sternapodeme 90 µm long. Virga 41 µm long. Gonocoxite 173 µm long; with preapical posteriomedially directed, sharply pointed, triangular projection without setae; projection 53 µm wide at base, posterior margin 30 µm long, anterior margin 53 µm long. Gonostylus 83 µm long, about equally broad from base to apex, curved about $^1/_3$ from base; crista dorsalis low and moderately long; megaseta 8 µm long. HR 2.09, HV 2.43.

Mesosmittia patrihortae spec. nov.
(Figs. 4C–E)

Type locality: U.S.A., South Carolina, Pickens Co., Clemson, Hudson's garden.

Type material: Holotype, wet area in Hudson's garden, Clemson, Pickens Co., South Carolina, 20/4/80, leg. P. L. Hudson, in coll. Mus. Zool. Univ. of Bergen (ZMBN No. 89). – Paratypes; 1 male as holotype; 2 males, Savannah River at Hwy 184 bridge, Andersen Co., South Carolina, 5/10/79, P. L. Hudson; 1 male, Savannah River at Hwy 181 bridge, 12/7/79, P. L. Hudson; 1 male, Upper Three Runs Creek, Savannah River Plant, Aiken Co., South Carolina, 29/3/77, P. L. Hudson, 1 male light trap, 23–24/7/79, otherwise as preceeding; 1 male, Tinker Creek, 29/3/77, otherwise as preceeding; 1 male, sweep netting, Pacolet River, Spartanburg Co., S. C., 21/8/82, P. L. Hudson; 1 male, Oconee River, Clarke Co., Athens, Georgia, 24/8/78, P. L. Hudson; 1 male Green River, Mammoth Cave National Park, Edmonson Co., Kentucky, 13/8/81, P. L. Hudson (BMNH, CNC, USNM, ZSM, JES).

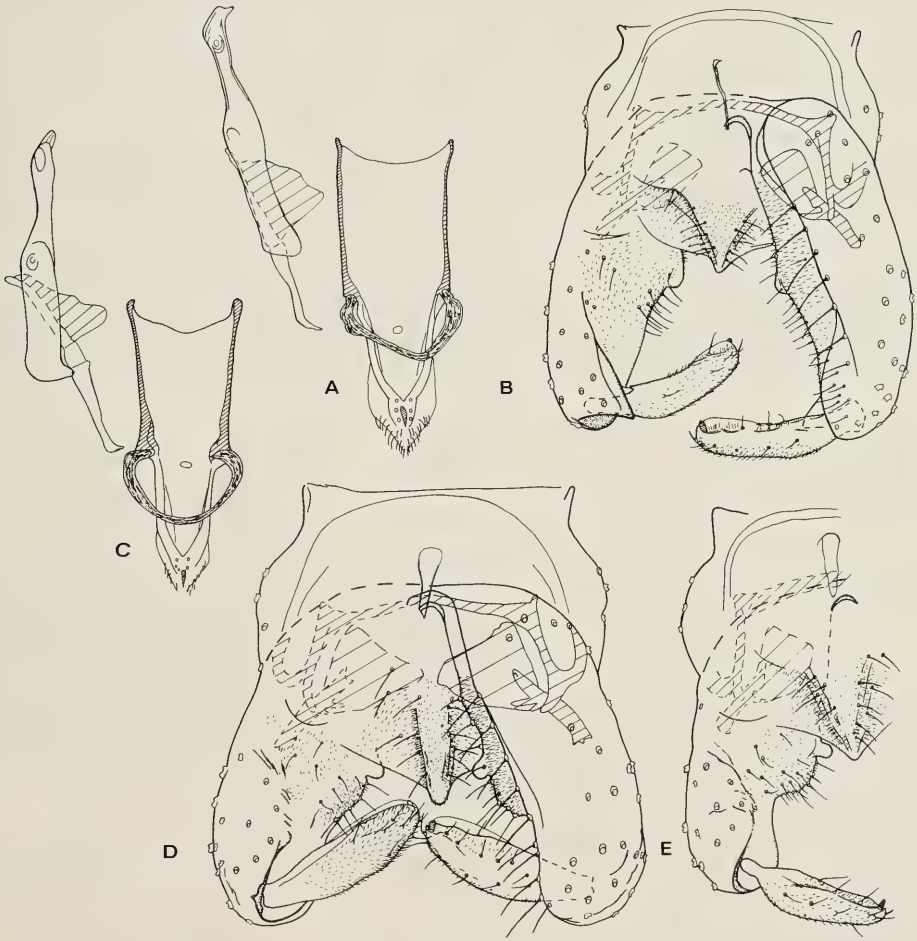


Fig. 4. *Mesosmittia* spp., male imagines : A–B. *Mesosmittia mina* spec. nov. (A. Cibarial pump, tentorium and stipes; B. Hypopygium). C–E *Mesosmittia patrihortae* spec. nov. (C. Cibarial pump, tentorium and stipes; D–E. Hypopygium with variation).

Diagnostic characters: See key on p. 40.

Etymology: From genitive of Patrick (P. L. Hudson) and Latin *horta* garden, and *-ae*, a suffix signifying possession, belonging to; meaning "belonging to Pat's garden".

Description

Male imago (n = 10, except when otherwise stated)

Total length 1.84–2.18, 2.03 mm. Wing length 1.00–1.20, 1.10 mm. Total length/wing length 1.77–1.92, 1.84. Wing length/length of profemur 2.58–2.80, 2.67. Coloration brown, tarsi and middle portion of middle and hind tibia slightly more pale.

Head. AR 1.24–1.49, 1.35. Ultimate flagellomere 375–435, 418 μm long. Temporal setae 4–8, 6; including 1–4, 3 inner verticals; and 3–4, 3 outer verticals. Clypeus with 4–12, 7 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 4C. Tentorium 105–128, 115 μm (9) long; 15–26, 21 μm (9) wide at sieve pore. Stipes 94–120, 105 μm (9) long; 30–49, 39 μm (9) wide. Palp lengths (micrometers): 21–30, 26; 38–45, 41; 53–75, 62; 49–73, 59; 60–101, 78.

Thorax. Antepronotum with 0–3, 1 lateral setae. Dorsocentrals 4–10, 7; acrostichals 5–13, 10 (9); prealars 3–6, 4 (9). Scutellum with 2–8, 6 setae.

Wing. VR 1.21–1.30, 1.24. C extension 8–34, 21 μm long. Brachiolum with 1 seta; R with 0–4, 2 setae. Squama with 1–4, 2 setae.

Legs. Spur of front tibia 38–53, 42 μm long; spurs of middle tibia 17–23, 20 μm (9) and 15–17, 16 μm (8) long; of hind tibia 38–45, 40 μm (9) and 13–23, 16 μm (9) long. Comb with 9–12, 10 (9) setae; shortest seta 13–19, 16 μm (9) long; longest seta 26–38, 30 μm (9) long. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	387–435,414	496–576,528	217–274,246	123–165,142	90–118,101	57–76,65	47–57,52
p_2	416–482,451	435–534,488	161–203,181	85–113,101	66– 85, 78	43–57,52	43–47,46
p_3	435–529,491	496–595,557	258–312,288	142–170,155	123–137,131	57–76,65	43–57,53

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.44–0.51,0.46	3.01–3.49,3.27	3.54–4.04,3.85	1.8–3.3,2.5
p_2	0.35–0.40,0.38	3.86–4.27,4.07	4.90–5.59,5.21	2.2–3.1,2.7
p_3	0.51–0.55,0.53	3.19–3.42,3.32	3.40–3.72,3.57	3.3–4.4,3.9

Hypopygium (Fig. 4D–E). Tergum IX with 11–20, 15 weak setae; laterosternite IX with 4–6, 5 setae. Phallapodeme 64–86, 76 μm long; transverse sternapodeme 68–98, 87 μm long. Virga 34–45, 40 μm (9) long. Gonocoxite 154–180, 167 μm long, with more or less developed inferior volsella; distance along inner margin from apex of gonocoxite to apex of inferior volsella 28–54, 45 μm; width of volsella including knob-like projection 15–26, 21 μm; width without projection 4–21, 13 μm. Gonostylus 70–94, 84 μm long; with rounded outer margin to club-shaped gonostylus; crista dorsalis well developed, low and elongate; megaseta 6–8, 7 μm (9) long. HR 1.80–2.04, 1.94; HV 2.20–2.46, 2.36.

Mesosmittia prolixa spec. nov.

(Figs. 5A–B)

Type locality: U.S.A., Kansas, Crawford Co., Little Walnut Creek.

Type material: Holotype, male sweeping vegetation, Little Walnut Creek, 0.5 miles west of Walnut, Crawford Co., Kansas, 3/3/82, leg P. Liechti, in coll. Mus. Zool. Univ. of Bergen (ZMBN No. 90). – Paratypes; 3 males, Douglas Creek 0.4 miles south of Stull, Douglas Co., Kansas, 4/9/81, L. Ferrington & P. Liechti; 3 males, sweep-net, Pecos River, 5 miles east of Artesia, Eddy Co., New Mexico, 11/10/74, J. E. Sublette; 1 male, at light near

Ohio River, Evansville, Indiana, 28/7/71, J. E. Sublette; 3 males, Green River, Mammoth Cave National Park, Edmonson Co., Kentucky, 13/8/81, P. L. Hudson; 1 male, spring on Rt. 441, 12 miles southeast of Gatlinburg, Sevier Co., Tennessee, 6/5/78, P. L. Hudson; 1 male, small stream, Univ. of Georgia Campus, Athens, Clarke Co., Georgia, 24/8/78, P. L. Hudson (BMNH, CNC, USNM, ZSM, JES).

Diagnostic characters: See key on p. 40.

Etymology: From Latin *prolixus,* long, extended, drawn out, referring to the apical elongation of the male gonocoxite.

Description

Male imago (n = 10–13, except when otherwise stated)

Total length 1.79–2.49, 2.16 mm. Wing length 0.96–1.29, 1.12 mm. Total length/wing length 1.88–2.05, 1.91. Wing length/length of profemur 2.54–2.87, 2.74. Coloration brown with elongation of gonocoxite, gonostylus, all tarsi, and apical half except apex of middle and hind legs whitish.

Head. AR 1.17–1.40, 1.25. Ultimate flagellomere 338–413, 381 μm long. Temporal setae 7–9, 8; including 4–5, 4 inner verticals; and 3–5, 4 outer verticals. Clypeus with 7–11, 9 setae. Cibarial pump, tentorium, and stipes as in Fig. 5A. Tentorium 105–135, 110 μm long; 17–21, 20 μm wide at sieve pore. Stipes 98–131, 112 μm long; 30–49, 37 μm wide. Palp lengths (micrometers): 23–30, 26; 38–53, 45; 58–84, 71; 60–84, 74; 94–116, 111.

Thorax. Antepronotum with 0–3, 1 (9) setae. Dorsocentrals 5–10, 7; acrostichals 8–14, 11; prealars 3–7, 5. Scutellum with 5–6, 6 setae.

Wing. VR 1.27–1.41, 1.35. C extension 23–41, 31 μm long. Brachiolum with 1 seta; R with 0–2, 1 setae. Squama with 3–5, 4 setae.

Legs. Spur of front tibia 38–45, 42 μm (9) long; spurs of middle tibia 19–26, 22 μm and 15–23, 19 μm long; of hind tibia 38–49, 39 μm and 15–21, 18 μm long. Width at apex of front tibia 23–32, 30 μm (9); of middle tibia 24–32, 28 μm; of hind tibia 30–41, 37 μm. Comb of 10–11, 11 setae; shortest setae 15–23, 19 μm long; longest seta 30–41, 34 μm long. Lengths (micrometers) and proportions of legs (n = 8 for ta_1–ta_5 and ratios of front leg):

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	335–463,395	435–595,511	227–293,271	142–189,159	104–132,116	66–85,73	47–66,53
p_2	350–520,436	387–543,470	165–217,195	88–123,104	61– 95, 78	43–57,51	38–52,46
p_3	373–548,465	444–643,545	255–350,309	123–189,162	104–151,133	52–80,67	43–66,53

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.49–0.57,0.53	2.74–3.14,2.91	3.11–3.61,3.38	2.0–3.2,2.6
p_2	0.40–0.45,0.42	3.58–4.28,3.95	4.26–4.90,4.61	2.4–2.8,3.5
p_3	0.54–0.61,0.57	3.03–3.33,3.17	3.03–3.45,3.24	4.0–4.7,4.2

Hypopygium (Fig. 5B). Tergum IX with 16–26, 22 weak setae; laterosternite IX with 6–7, 7 setae. Phallapodeme 56–75, 68 μm long; transverse sternapodeme 71–90, 80 μm long. Virga 38–56, 49 μm long. Gonocoxite 158–214, 192 μm long; with a 26–60, 49 μm long apical rounded projection carrying 11–25, 18 setae; length of gonocoxite including projection 173–251, 222 μm; inferior volsella low with only low rounded projection distinct. Gonostylus 86–113, 101 μm long; evenly rounded on outer margin, straight on inner margin, with well developed crista dorsalis; megaseta 4.5–8, 7 μm long. HR, excluding projection 1.80–2.08, 1.91; including projection 2.00–2.42, 2.20; HV 1.94–2.49, 2.23.

Mesosmittia tora spec. nov.
(Figs. 5 C–E)

Mesosmittia flexuella, SAETHER 1973: 59, not EDWARDS, 1929

Type locality: U.S.A., South Dakota, Missouri River southeast of Gayville.

Type material: Holotype, male, Missouri River 2 miles east 6 miles south of Gayville, South Dakota, 29/5/72, leg. P. L. Hudson, in coll. Mus. Zool. Univ. of Bergen (ZMBN No. 91). – Paratypes; 9 males, as holotype; 1 male, as holotype except 6/8/72; 1 male, Missouri River, Clay County Park, Vermillion, South Dakota, 14/7/71, P. L. Hudson (BMNH, CNC, USNM, ZSM, JES).

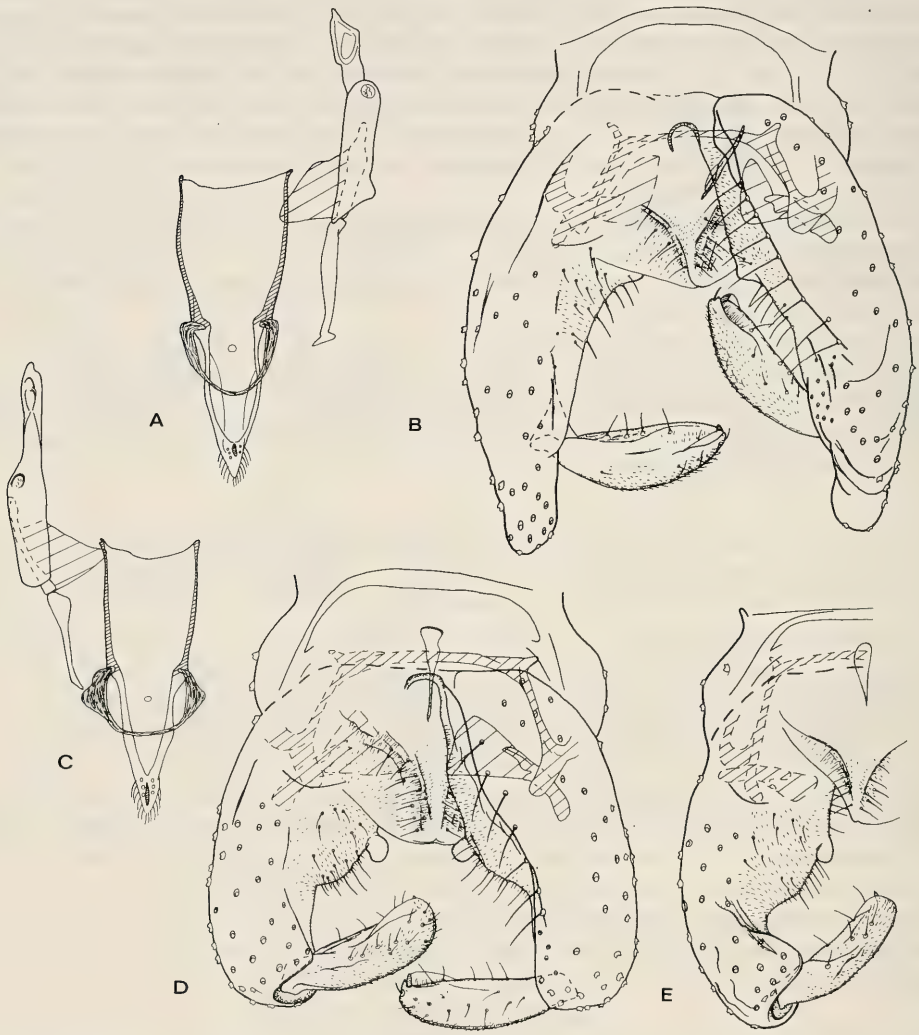


Fig. 5. *Mesosmittia* spp., male imagines: A–B. *Mesosmittia prolixa* spec. nov. (A. Cibarial pump, tentorium and stipes; B. Hypopygium). C–E. *Mesosmittia tora* spec. nov. (C. Cibarial pump, tentorium and stipes; D–E. Hypopygium with variation).

Diagnostic characters: See key on p. 40.

Etymology: From Latin *torus*, a bulge, swelling, knot, referring to the preapical rounded projection of the male gonocoxite.

Description

Male imago (n = 10, except when otherwise stated)

Total length 1.99–2.47, 2.19 mm. Wing length 1.11–1.31, 1.18 mm. Total length/wing length 1.72–1.98, 1.85. Wing length/length of profemur 2.54–2.70, 2.65 (8). Coloration brown with whitish tarsi of all legs, tibia of middle leg whitish exept basal $^1/_4$ and apical $^1/_6$, tibia of hind leg whitish except basal $^1/_3$ and apical $^1/_7$.

Head. AR 1.11–1.29, 1.20. Ultimate flagellomere 368–430, 400 µm long. Temporal setae 6–10, 8; including 3–5, 4 each of inner and outer verticals. Clypeus with 6–12, 9 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 5A. Tentorium 113–135, 124 µm long; 19–26, 21 µm wide at sieve pore. Stipes 101–120, 113 µm long; 34–53, 41 µm wide. Palp lengths (micrometers): 26–34, 28; 41–53, 47; 64–83, 75; 60–83, 74; 86–105, 91 (6).

Thorax. Antepronotum with 0–1, 1 lateral seta. Dorsocentrals 5–13, 9; acrostichals 10–16, 12; prealars 4–7, 5. Scutellum with 6–8, 7 setae.

Wing. VR 1.23–1.46, 1.32. C extension 8–30, 17 µm long. Brachiolum with 1 seta; R with 0–5, 1 setae. Squama with 2–4, 3 setae.

Legs. Spur of front tibia 41 µm (2) long; spurs of middle tibia 19–23, 22 µm (5) and 15–17, 16 µm (3) long; of hind tibia 34–45, 38 µm (5) and 15–19, 16 µm (4) long. Width at apex of front tibia 24–32, 28 µm (7); of middle tibia 24–34, 29 µm (8); of hind tibia 36–45, 40 µm. Comb with 9–13, 12 (8) setae; shortest seta 15–23, 19 µm (6) long; longest seta 30–38, 33 µm (6) long. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	406–501,449(9)	524–643,557(8)	246–274,256(4)	142–170,155(4)	104–113,107(3)	66–76,71(3)	43–57,51(3)
p_2	406–510,463	435–581,496	180–198,192(6)	95–123,106(6)	61– 85, 77(6)	38–57,47(5)	38–47,44(5)
p_3	463–567,520	539–662,583	293–539,314(4)	151–189,165(4)	123–161,137(4)	59–80,69(4)	47–66,56(4)

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.46–0.49,0.47(4)	3.23–3.28,3.26(3)	3.79–3.91,3.82(4)	2.0–2.5,2.2(4)
p_2	0.38–0.43,0.40(6)	3.85–4.45,4.14(5)	4.45–5.10,4.90(6)	2.0–3.3,2.7(6)
p_3	0.52–0.55,0.54(4)	3.15–3.56,3.35(3)	3.37–3.63,3.48(3)	3.0–4.2,3.5(4)

Hypopygium (Fig. 5D–E). Tergum IX with 20–25, 21 weak setae; laterosternite IX with 7–10, 9 setae. Phallapodeme 83–107, 91 µm long; transverse sternapodeme 79–109, 95 µm long. Virga 49–60, 54 µm long. Gonocoxite 184–233, 202 µm long with well developed inferior volsella; distance along inner margin from apex of gonocoxite to apex of inferior volsella 60–86, 71 µm; width of inferior volsella including knob-like projection 23–34, 28 µm; width without projection 15–24, 19 µm. Gonostylus 84–109, 94 µm long; with slightly rounded outer and nearly straight inner margin; crista dorsalis well developed, but low; megaseta 6–8, 7 µm long. HR 2.12–2.20, 2.17; HV 2.26–2.44, 2.33.

Mesosmittia truncata spec. nov.

Figs. 6A–D

Type locality: Panama Canal Zone, Colon.

Type material: Holotype, male, canopy fogging, humid forest, tree 1, Colon, Panama Canal Zone, 2–14/7/79, leg. E. Broadhead et. al., BM 1979–125, in coll. B. M. N. H.

Diagnostic characters: See key on p. 40.

Etymology: From Latin *truncatus*, cut off, maimed, referring to the relatively short last antennal segment and the low antennal ratio.

Description

Male imago (n = 1)

Total length 1.94 mm. Wing length 0.93 mm. Total length/wing length 2.06. Wing length/length of profemur 2.53. Coloration brown with tibia, tarsi and gonostylus somewhat paler.

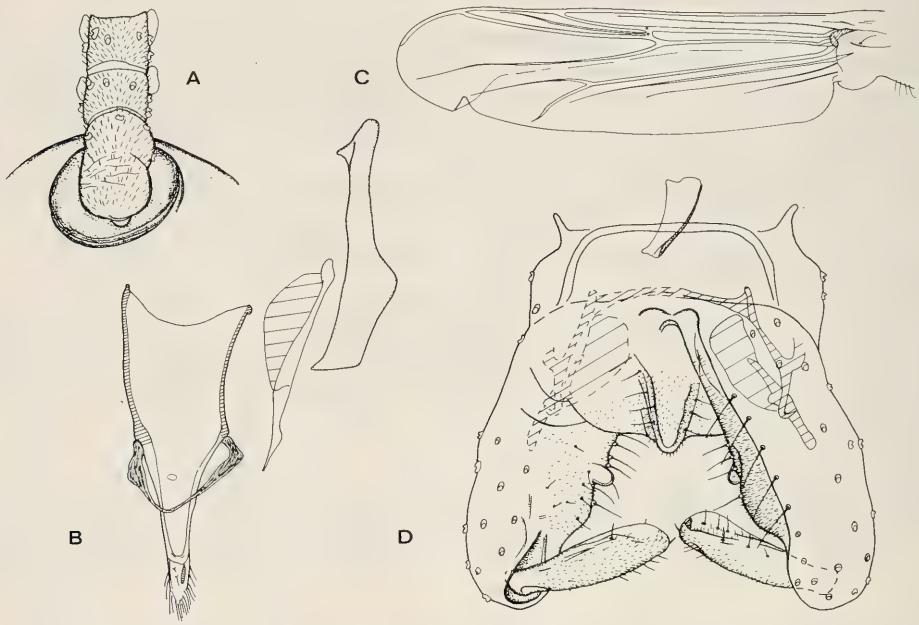


Fig. 6. *Mesosmittia truncata* spec. nov., male imago: A. Basal antennal segments; B. Cibarial pump, tentorium and stipes; C. Wing; D. Hypopygium.

Head. AR 0.82. Ultimate flagellomere 281 μm long. Temporal setae 5, including 2 inner and 3 outer verticals. Clypeus with 5 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 6B. Tentorium 120 μm long, 21 μm wide at sieve pore. Stipes 98 μm long, 23 μm wide. Palp lengths (micrometers): 23, 41, 49, 56, and lost.

Thorax. Antepronotum without lateral setae. Dorsocentrals 5, acrostichals 9, prealars 4. Scutellum with 6 setae.

Wing (Fig. 6C). VR 1.43. C extension 116 μm. Brachiolum with 1 seta, other veins bare. Squama with 4 setae.

Legs. Spur of front tibia 45 μm long, spurs of middle tibia 26 μm and 21 μm long, of hind tibia 38 μm and 23 μm long. Comb with 10 setae, 19–30 μm long. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5	LR	BV	SV	BR
p_1	369	406	–	–	–	–	–	–	–	–	–
p_2	378	387	–	–	–	–	–	–	–	–	–
p_3	402	435	265	180	113	52	43	0.61	2.84	3.16	4.4

Hypopygium (Fig. 6D). Tergum IX with 10 weak setae, laterosternite with 4 setae. Phallapodeme 58 µm long, transverse sternapodeme 64 µm long. Virga 41 µm long. Gonocoxite 131 µm long, distance along inner margin from apex of gonocoxite to apex of inferior volsella 34 µm, width of volsella including knob-like projection 19 µm, width without projection 15 µm. Gonostylus 68 µm long; crista dorsalis well developed, low and elongate. HR 1.94, HV 2.86.

Remarks. This Neotropical species differs from all the other known species of the genus in the low antennal ratio, the high venarum ratio, the long extension of the costa and the leg ratios (at least of the hind leg). The hypopygium, however, is practically inseparable from that of *M. patrihortae* which appears to be the closest related species.

Acknowledgements

I am much indebted to Mr. P. L. Hudson, U. S. Dept. of the Interior, Fish and Wildlife Service, Ann Arbor, Michigan; to Prof. J. E. Sublette, Eastern New Mexico University, Portales, New Mexico; to Dr. L. C. Ferrington, University of Kansas, Lawrence, Kansas; and to Dr. P. S. Cranston, British Museum (Natural History), London, England for the material; and to my wife, Mrs. Unni Saether, for making the drawings and typing the manuscript. Her assistance was made possible through a grant from the Norwegian Research Council.

Literature

BRUNDIN, L. 1956: Zur Systematik der Orthocladiinae (Dipt., Chironomidae). – Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm, **37:** 5–185

CRANSTON, P. S. 1975: Corrections and additions to the list of British Chironomidae (Diptera). – Entomologist's mon. Mag., **110:** 87–95

CRANSTON, P. S., D. R. OLIVER, & O. A. SAETHER 1983: 9. The larvae of Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region. – Keys and diagnoses. – Ent. scand. Suppl., **19:** 149–291

EDWARDS, F. 1929: British non-biting midges (Diptera, Chironomidae). – Trans. R. ent. Soc. Lond., **77:** 279–480

— — 1932 a: Recent literature, Faune de France: 23; Diptères: Chironomidae IV par M. GOETGHEBUER. – Entomologist, **65:** 140–141

— — 1932 b: The female of *Spaniotoma (Orthocladius) flexuella* Edw. – Entomologist, **65:** 167

GOETGHEBUER M. 1932: Diptères (Nematocères). Chironomidae IV. Orthocladiinae, Corynoneurinae, Clunioninae, Diamesinae. – Faune Fr., **23:** 1–204

— — 1937: Ceratopogonidae et Chironomidae nouveaux ou peu connus d'Europe (septième note). – Bull. Annls Soc. r. ent. Belg., **77:** 273–280

— — 1940–50: Tendipedidae (Chironomidae). f) Subfamilie Orthocladiinae. A. Die Imagines. – Fliegen Palaearkt. Reg., **3** (13 g): 1–208

LAURENCE, B. R. 1951: On two neglected type designations in the genus *Hydrobaenus* Fries, 1830. – Entomologist's mon. Mag., **86:** 164–165

PINDER, L. C. V. 1978: A key to the adult males of British Chironomidae. Vol. 1, The key; Vol. 2, Illustrations of the hypopygia. – Freshwat. Biol. Assoc., Scient. Publ., **37:** 1–169 + 189 fig.

SAETHER, O. A. 1973: Four species of *Bryophaenocladius* Thien., with notes on other Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae). – Can. Ent., **105:** 51–60

— — 1977: Female genitalia in Chironomidae and other Nematocera: morphology, phylogenies, keys. – Bull. Fish. Res. Bd Can., **197:** 1–209

— — 1980: Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). – Ent. scand. Suppl., **14:** 1–51

— — 1982: Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae) from SE U.S.A., with descriptions of *Plhudsonia, Unniella* and *Platysmittia* n. genera and *Atelopodella* n. subgen. – Ent. scand., **13:** 465–510

— — 1985: Male and female imagines of *Platysmittia bilyji* sp. n. (Diptera: Chironomidae) from Manitoba, Canada. – Ent. scand., **15:** 527–531

STRENZKE, K. 1950 a: Systematik, Morphologie und Ökologie der terrestrischen Chironomiden. – Arch. Hydrobiol. Suppl., **18:** 207–414

— — 1950b: Terrestrische Chironomiden XIV: *"Limnophyes" flexuellus* Edw. – Zool. Anz., **145:** 101–111

SUBLETTE, J. E. & M. SUBLETTE 1979: Part II. A synopsis of the Chironomidae of New Mexico. – In: SUBLETTE, J. E. (Ed.): Evaluation of long term effects of thermal effluents on stream biota. Utilization of Chironomidae (Diptera) as a water quality indicator group in New Mexico. – Techn. Rep. N. M. Energy Inst., **32:** 53–128

SUBLETTE, J. E. & W. W. WIRTH 1980: The Chironomidae and Ceratopogonidae (Diptera) of New Zealand's subantarctic islands. – N. Z. J. Zool., **7:** 299–378

SPIXIANA	Supplement 11	55–57	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

Diplosmittia carinata spec. nov. from Michigan

(Diptera, Chironomidae)

By **Ole A. Saether**

Museum of Zoology, Bergen, Norway

SAETHER, O. A. (1985): *Diplosmittia carinata* spec. nov. from Michigan (Diptera: Chironomidae). – Spixiana, Suppl. 11: 55–57.

The male of *Diplosmittia carinata* spec. nov. is described from Minnesota. It differs from *D. harrisoni* Saether, the only previously known species of the genus from the Eastern Lesser Antillean Islands, in being slightly larger, having a slightly higher antennal ratio, and in having a ridged anal point.

Prof. Ole A. Saether, Museum of Zoology, University of Bergen, N-5000 Bergen, Norway.

Introduction

SAETHER (1981) described four new genera from the British West Indies. Three of these genera later were described also from the southeastern parts of U.S.A. (SAETHER 1982). The one endemic Antillean genus remaining was *Diplosmittia* Saether (1981: 29). Recently Mr. P. L. HUDSON, Great Lakes Fishery Laboratories, Ann Arbor, Michigan, sent me some males collected in Michigan. These proved to belong to a new species of *Diplosmittia* very closely related to the single previously described species *D. harrisoni* Saether (1981: 30).

Methods and Morphology

The general terminology follows SAETHER (1980). The types are deposited at the Museum of Zoology (ZMBN), Bergen, Norway.

Diplosmittia carinata spec. nov.

Type material: Holotype, male, Tonguish Creek, Wm. P. Holliday Park, Cowan Rd, Wayne Co., Michigan, U.S.A., 22.5.1983, P. L. Hudson, in the collection of Museum of Zoology, Univ. of Bergen (ZMBN No. 101). – Paratypes: 2 males, as holotype.

Diagnostic characters: Wing length 1.1–1.3 mm, ultimate flagellomere 338–349 µm long, AR 0.8, LR_1 0.35–0.37, LR_3 0.50–0.51, anal point crested.

Etymology: From latin *carinatus*, with ridge or heel, referring to the shape of the anal point.

Male imago (n = 3, except when otherwise stated).

Total length 1.92–2.16 mm. Wing length 1.16–1.27 mm. Total length/wing length 1.66–1.73. Wing length/length of profemur 3.14–3.22. Coloration brown.

Head (as in *D. harrisoni* Saether 1981 fig. 13 A) – AR 0.79–0.83. Last flagellomere 338–349 µm long. Temporal setae 4–6, including 3–4 short, inner verticals; and 1–2 outer verticals. Clypeus with 6–10 setae. Tentorium 86–105 µm wide. Stipes 75–101 µm long, 23–30 µm wide. Palp lengths (micrometers): 23, 60–71, 56–64, 64–71, 98–109.

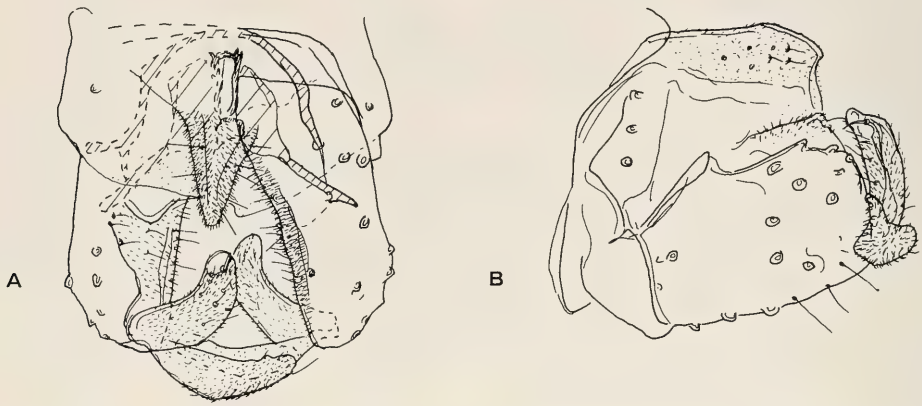


Fig. 1. *Diplosmittia carinata* spec. nov., male imago, hypopygium. – A. Dorsal (left) and ventral (right) view; B. Lateral view.

Thorax (as in *D. harrisoni* Saether 1981 fig. 13 B) – Antepronotum with 2–3 (2) setae. Dorsoventrals 5–6, prealars 2–3. Scutellum with 4 setae.

Wing (as in *D. harrisoni* Saether 1981 fig. 13 C, but with a false vein extended beyond costa nearly to wing tip) – VR 1.36–1.41. Brachiolum with 1 seta.

Legs – Spurs of front tibia 45–53 µm long, spurs of middle tibia 17–19 µm and 15 µm long, of hind tibia 38–41 µm and 19 µm long. Width at apex of front tibia 24–26 µm, of third tibia 34–36 µm. Comb with 10–11 setae, shortest seta 19–23 µm long, longest setae 34–38 µm long. Lengths (micrometers) and proportion of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	369–397	463–496	170–175	80– 90	61– 66	38	38–43
p_2	463–501	487–506	198–222	113	76– 80	38–43	33
p_3	406–435	463–482	232–246	123–132	128–132	38	33–38

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.35–0.37	4.51–4.61	4.89–5.11	1.6–2.5
p_2	0.41–0.44	4.06–4.54	4.40–4.79	2.5–3.5
p_3	0.50–0.51	3.42–3.46	3.73–3.76	3.0–3.5

Hypopygium (Fig. 1) – Anal point with 10–12 week lateral and basal setae on a crested point, laterosternite with 2–3 setae. Phallapodeme 69–75 µm (2) long. Transverse sternapodeme 60–68 µm (2) long. Virga platelike, 30–34 µm (2) long. Gonocoxite 107–113 µm long. Gonostylus 56–64 µm long, with lobe 64–75 µm (3) long; apical megaseta 9–11 µm long. HR 1.76–1.93, HV 3.35–3.85.

Acknowledgement

I am much indebted to Mr. P. L. Hudson, Great Lakes Fishery Lab., Fish and Wildlife Service, Ann Arbor, Michigan, for the type material.

References

SAETHER, O. A. 1980: Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). – Ent. scand. Suppl. **14:** 1–51

— — 1981: Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae) from the British West Indies, with descriptions of *Antillocladius* n. gen., *Lipurometriocnemus* n. gen., *Compterosmittia* n. gen. and *Diplosmittia* n. gen. – Ent. scand. Suppl. **16:** 1–46

— — 1982: Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae) from SE U.S.A., with descriptions of *Plhudsonia, Unniella* and *Platysmittia* n. genera and *Atelopodella* n. subgen. – Ent. scand. **13:** 465–510

SPIXIANA	Supplement 11	59–108	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

A review of the genus Rheocricotopus Thienemann & Harnisch, 1932, with the description of three new species

(Diptera, Chironomidae)

By Ole A. Saether

Museum of Zoology, Bergen, Norway

SAETHER, O. A. (1985): A review of the genus *Rheocricotopus* Thienemann & Harnisch, 1932, with the description of three new species (Diptera, Chironomidae). Spixiana, Suppl. 11: 59–108.

Generic diagnoses are given to all stages of *Rheocricotopus* Thienemann & Harnisch. Keys to all stages of species from the Holarctic region are given. The genus is divisible into two clearly monophyletic groups, subgen. *Rheocricotopus* s. str. and subgen. *Psilocricotopus* subgen. nov. *Psilocricotopus* is characterized by normally undivided female tergite IX; sharply pointed crista dorsalis; pupa with frontal setae on prefons, without abdominal spine patches, and caudal spines on segments VII and VIII, and larvae with long body setae. *Rheocricotopus* s. str. has divided female tergite IX; rounded or vestigial crista dorsalis; pupae with frontal setae on frontal apotome, spine patches and lacking caudal spines on segments VII and VIII; and larvae with shorter body setae. Within *Psilocricotopus* there apparently are three monophyletic groups, the *atripes* group with large rectangular humeral pits, the *chalybeatus* group with relatively large usually ovoid pits, and the *godavarius* group with small pits. Within the nominal subgenus *R. effusus* (Walk.) and related species form a monophyletic group based on the shape of the superior volsella. *R. (R.) tuberculatus* Caldw. forms a group by itself, while the species grouped around *R. fuscipes* (Kieff.) may not by monophyletic. Three new species are described: *Rheocricotopus (Psilocricotopus) conflusirus, R. (R.) amplicristatus,* and *R. (R.) effusoides.* The two firstmentioned species are described as male imagines only while both sexes and all stages are described of *R. effusoides.* The male of *R. (P.) chapmani* is described for the first time, the male of *R. (P.) glabricollis* (Meig.) and the females of *R. (P.) chapmani* (Edw.), *R. (P.) robacki* (Beck & Beck), *R. (P.) chalybeatus* (Edw.), *R. (P.) glabricollis* and *R. (R.) effusus* are redescribed while additional notes on some of the remaining species are given. The pupa and larva of *R. (P.) robacki* (Beck & Beck), *R. (P.) chalybeatus, R. (P.) glabricollis* and the pupa of *R. (R.) effusus* and *R. (P.) tirolus* Lehm. are redescribed. Three new synonyms are given: *R. (P.) glabricollis* Meig. (syn. *R. extatus* [Rob.]), *R. (P.) robacki* (Beck & Beck) (syn. *R. kenorensis* Saeth.), and *R. (R.) effusus* (Walk.) (syn. R. striatus [Mall.]). The synonymy of *R. (P.) glabricollis* with *R. gouini* (Goethgebuer) is confirmed.

Prof. Ole A. Saether, Museum of Zoology, University of Bergen, N-5000 Bergen, Norway.

Introduction

The larvae of the genus *Rheocricotopus* Thienemann & Harnisch (1932) are rheophilic in streams and rivers with a few species also found in springs and littoral in lakes (Cranston 1982: 132; Cranston, Oliver & Saether 1983: 195). Although the genus belongs to one of the better known orthoclad genera much confusion remains because of erroneous descriptions and nomenclature. Thienemann & Harnisch (1932: 138) give a key to larvae. Here, however, *R. fuscipes* (Kieffer) is keyed out three times under different synonyms. Zavřel (1938: 4) also gives a key to larvae including three species which all, however, are synonyms of *R. effusus* (Walk.). The description by Gouin (1936: 168) of the larva of *R. gouini* (Goetghebuer), a junior synonym of *R. glabricollis* (Meigen), is erroneous in showing the median teeth of mentum as much paler than the remaining teeth. The median teeth may be slightly paler in some specimens. Lehmann (1969) suggested a number of synonyms, but retained the junior names. Saether (1969: 85) gave a description of three new species, with additional characters given in Saether (1971). *R. kenorensis* Saether was thought to differ from *R. robacki* described by Beck & Beck (1964: 204) since the latter erroneously was said to have only 1 spur on the hind tibia. Reexaminations however, show that *R. robacki* (Beck & Beck) is a senior synonym of *R. kenorensis.* Of the other Nearctic species previously assigned to the genus two, *R. chapmani* (Edw.) and *R. lacteipennis* (Joh.), were described on the base of females (Edwards 1935: 471, Johannsen 1908: 282). A reexamination and new material show that *R. chapmani* is closely related to *R. chalybeatus* (Edw.), *R. robacki* and *R. tirolus* Lehm., but differ from them all; while *lacteipennis* belong in a new genus and will be redescribed separately. Roback (1957: 84) described *Trichocladius extatus* which he regarded as belonging in the *Rheocricotopus* group. Saether (1970: 99) on the base of the "palmate" S I placed the species in *Psectrocladius.* Also the male antennal ratio appeared to be much too high for a *Rheocricotopus.* It was therefore desirable to reexamine the types. The S I really does have several apical teeth, but is not ,,palmate", and the antennal ratio given by Roback was erroneous. The species is a synonym of *R. glabricollis. R. striatus* (Mall.) appeared close to *R. effusus.* A reexamination of the type of *R. striatus* and a comparison with *R. effusus* showed that the two species were conspecific. In order to place and compare three new Nearctic species described below it was also necessary to reexamine other previously described species and give some additional measurements.

Methods and morphology

Morphological nomenclature follows Saether (1980a). The measurements are given as ranges followed by a mean when four or more measurements are made, followed by the number measured in parentheses (n). In the figures of the male hypopygia the dorsal aspect is shown to the left, the ventral aspect and the apodemes to the right.

Collections where material is kept are as follows:

ANSP: Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, Pennsylvania, U.S.A.
BAC: Collection of B. A. Caldwell, Department of Natural Resources, Atlanta, Georgia.
BMNH: British Museum (Nat. Hist.), London, England.
CNC: Canadian National Collection, Ottawa, Ont., Canada.
CUC: Cornell University Collection, Ithaca, New York, U. S. A.
FSCA: Florida State Collection of Arthropods, Florida
A & M University, Tallahassee, Florida, U.S.A.
INHSC: Illinois Natural History Survey Collection, Champaign, Illinois, U.S.A.
MNHN: Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France.
PHL: Collection of P. H. Langton, March, Cambridgeshire, England.
RNSSL: Royal Norwegian Society of Science and Letters, the Museum, Trondheim, Norway.
RSW: Collection of R. S. Wilson, University of Bristol, Bristol, England.
USNM: U.S. National Museum, Washington, D. C., U.S.A.
ZMBN: Museum of Zoology, University of Bergen, Bergen, Norway.
ZSM: Zoologische Staatssammlung, Munich, West Germany.

Extensive and complete lists of synonyms are not included since these can be found in HIRVENOJA (1973: 340) and SUBLETTE (1967: 532, 1970: 64). The more important synonyms, however, are necessary to include since the list of synonyms given by Hirvenoja often has been overlooked.

Rheocricotopus Thienemann & Harnisch, 1932

Type species: *Rheocricotopus effusus* (Walker). (See, however, ASHE [1983: 47] who states that BRUNDIN [1956: 118] misidentified *R. fuscipes*. Brundin, however, merely synonymized the two species and there is no evidence for *R. effusus* being misidentified. The comments by Ashe thus seem invalid.)

Diagnostic characters: The combination of hairy eyes, well developed pulvilli, acrostichals starting in front, platelike superior volsella, and pointed anal point with caudolaterally directed setae will separate the genus from other orthoclads except *Paracricotopus* Thienemann et Harnisch which, however, has setae of tergites placed in two regular, transverse rows.

The combination in the pupa of short frontal setae, well developed thoracic horn, low or absent pedes spurii B, tergites with or without rounded patch of spinules and with caudal spines, no filamentous setae on segment VI, long and strong anal macrosetae, and a complete fringe on the anal lobe will separate most species of the genus from other orthoclads. (*R.* [*R.*] *tuberculatus* Caldwell with strong spines in spine patches may be separable from the *Psectrocladius sordidellus* group merely by the absence of lamelliform L-setae on segment VI and the shorter frontal setae. *R. tirolus* Lehmann without fringe on anal lobe lacks spinule patches. The absence of frontal setae together with the general characters mentioned above will separate this species from other orthoclads.)

The distinct ventromental plates with well developed cardinal beard beneath together with the bifid (or occassionally apically toothed, but not palmate) S I and the relatively short apical mandibular tooth will separate the larva of the genus from that of other genera.

Imago

Small to medium sized species, wing length 1.1–3.3 mm. Coloration yellow to brownish black, when not completely dark with brown to brownish black vittae and markings, often brown with only scutellum pale. Eyes hairy, not extended dorsomedially. Male antenna with 13 flagellomeres, groove beginning on flagellomere 3, sensilla chaetica present on flagellomeres 2 and 3 or 2–4 and ultimate; antennal ratio 0.3–1.9. Female antenna with 5 flagellomeres. Temporals few; inner verticals separate, minute or absent; outer verticals conspicuous, often on tubercles, few; postorbitals usually absent. Tentorium often with distinctive, small wart-like or spine-like tubercles at sieve pore. Coronal suture of female reduced or absent, occasionally complete. Palp 5-segmented, segments progressively longer or occasionally third and fourth segment subequal, third segment with 1–7 lanceolate sensilla clavata at apex. Antepronotum well developed; median lobes scarcely to moderately narrowed, gaping, meeting at point anterior to scutal projection, with several to numerous lateral setae. Humeral pit often large, pale, weakly sclerotized and conspicuous; sometimes small and normal. Acrostichals very small and indistinct to moderately large, starting in front at scutal projection or occasionally in centre of scutum, dorsocentrals few to relatively numerous, uniserial but occasionally partly biserial in front. Scutellars uniserial, few to numerous. Wing membrane without setae, punctation of microtrichia visible at 100–300×. Anal lobe well developed to absent. Costa not to moderately extended; R_{2+3} running close to R_{4+5}, ending midway between ends of R_1 and R_{4+5} or closer to end of R_{4+5}, usually distinct, occasionally vestigial; R_{4+5} ends clearly distally of end of M_{3+4}; FCu lies distally of RM; Cu_1 straight to slightly curved; vannal fold ends distally of FCu; An ends proximally or below FCu. Sensilla campaniformia about 9–12 at base of brachiolum, 3 below seta, and about 9–12 at apex of brachiolum; 2–3 on subcosta; 1 on FR; and 1 at base of R_1. Brachiolum and R with setae in male, also R_1 and R_{4+5} with setae in female. Squama with none to several (0–25) setae. Pulvilli well developed (except in *R. capensis*

Freeman). Comb and hind tibial spurs normal. Pseudospurs absent. Sensilla chaetica usually present in low numbers in basal third of tarsomere of middle leg in male, nearly always present in moderate to high numbers on middle leg of female; occasionally present also on tarsomere 1 of hind leg of male and nearly always present on hind leg of female. Setae of tergites with lateral and median groups of setae and occasionally additional anterior and posterior transverse rows. Male with well developed anal point tapering to sharp point, with lateral setae directed obliquely posteriolaterally, without microtrichia at least in apical half of anal point proper, with or without setae at base on tergite IX. Transverse sternapodeme usually strongly curved, oral projections small to large. Virga absent. Gonocoxite with a broad, completely bare, plate-like and sclerotized, rounded or with triangular to tooth-like projection, superior volsella at anterior inner margin; and well developed inferior volsella often divided into 2 small lobes, with the dorsal lobe nearly free of microtrichia. Gonostylus sometimes with outer corner, usually with well developed preapical or occasionally apical, triangularly pointed or low and rounded crista dorsalis, occasionally crista dorsalis reduced. Tergite IX of female divided into two setigerous protrusions, with a median fissure, or completely undivided; with relatively few to numerous setae. Gonocoxite IX well developed, with several strong and fewer weak setae. Gonapophysis VIII divided; with ventrolateral lobe rounded, large or low; apodeme lobe distinct, visible between principal lobes or partly or fully covered by ventrolateral lobe; dorsomesal lobe narrow but distinct, with long microtrichia. Labia relatively large, apically rounded, occasionally with apical microtrichia. Coxosternapodeme evenly rounded, with more or less pronounced angle at median apex. Seminal capsules large, ovoid, with or without triangular neck, usually not strongly sclerotized, void of microtrichia. Spermathecal ducts with bend, but seldom with complete loop, openings separate. Postgenital plate large, bluntly triangular. Cercus moderately sized.

Pupa

Small to medium sized pupae, 2.5–5 mm long. Frontal seta short or absent, on frontal apotome *(Rheocricotopus s. str.)* or on prefrons *(Psilocricotopus)*. Frontal apotome without warts, smooth or wrinkled. Antennal sheath without pearl row above pedicel. Ocular field at least sometimes with 2 postorbitals and 1 vertical, apparently usually with 1 postorbital only. Antepronotum with 2 median and 2 lateral setae of which one is reduced or marked by a small peg only. Thoracic horn digitiform to more club-shaped and covered with spinules except at extreme base and apex or occasionally nearly bare. Precorneal setae equal or unequal in size, not located on common or separate tubercles. Four dorsocentrals present, the 3 last ones or the 2 middle ones grouped together or the 2 first and the 2 last ones grouped together; prealar absent or vestigial. Thorax nearly smooth or slightly reticulate. Wing sheath smooth. Tergite I without shagreen; II–VI essentially without shagreen or II with anteriolateral and often median faint shagreen, III with extensive shagreen and IV–VI with extensive shagreen except laterally; VII–VIII with median and/or posterior patches of shagreen; IX with shagreen in anterior 1/2. Sternites I and IX without shagreen, II with or without median shagreen, III–VI with more or less extensive shagreen, VII–VIII with anterior shagreen. Tergite II with rows of weak caudal hooklets on protuberance. Tergites III (IV) or V (VI) with *(Rheocricotopus* s. str.) or without *(Psilocricotopus)* round median patches of strong spinules to spines. Caudal margin of tergites II–VI or III–VI *(Rheocricotopus* s. str.) or II–VIII or III–VIII *(Psilocricotopus)* with spines: (Occasionally very weak caudal spines present on tergite VII or VII–VIII also in *Rheocricotopus* s. str.) Mostly orally directed spinules present caudally of spines on tergites III–IV or III–V or on conjunctives III/IV–IV/V or III/IV–V/VI. Sternites IV–VI with or without posteriolateral row of fine spines in front of pedes spurii A. Pedes spurii A present on sternites IV–VI/VII. Pedes spurii B absent or weak to relatively well developed and present on segment II, sometimes also on III. Segment I with 5 D setae, 2–3 L setae and 2–3 V setae. Segments II–IV with 3 hair- or bristle-like L setae; V–VI with 3–4 hair- or bristle-like L setae; VII with 3–4 lamelliform L setae, or occasionally all setae bristle-like; VIII with 4–5 lamelliform L setae, or occasionally only 1 L seta lamelliform. Segments II–VIII with 2 dorsal and 1 ventral o setae. Apophyses

well delineated. Anal lobe with sparse to relatively dense (8–37) fringe of lamelliform setae or fringe occasionally absent *(R.* [*P.*] *tirolus* Lehmann) and 3 subequal, long (about 1.5 times as long as lobe) anal macrosetae. Male genital sac overreaching anal lobe, with apicolateral digitiform elongation.

Larva

Small to medium large larvae, up to 9.5 mm long. Frequently with brown thoracic striations. Head capsule mostly yellowish with dark postoccipital margin, occasionally *(R.* [*R.*] *tuberculatus* Caldwell) with posterioventral, conical tubercles. Antenna with 5 segments, segments consecutively smaller until fifth, which is subequal to or slightly longer than fourth. Ring organ low on basal segment; blade shorter than flagellum; Lauterborn organs distinct, shorter than, subequal to or slightly longer than segment 3. S I bifid or occasionally with 6–7 apical teeth. Pecten epipharyngis consisting of 3 smooth, usually subequal scales, occasionally outer scales broader. Chaetulae laterales 3–6, simple; chaetulae basales single or with an apical thin spine. Premandible with 1 apical tooth, brush absent. Mandible with apical tooth shorter than width of 3 inner teeth; seta subdentalis with apical hook; seta interna with 5–6 branches, simple or with bluntly plumose apices. Mentum with 2 median teeth or occasionally single median tooth *(R.* [*R.*] *tuberculatus),* with or without accessory teeth; 5 pairs of lateral teeth; ventromental plates broad, extending beyond margin of outer mental tooth, with numerous (12–33) setae in cardinal beard. Maxilla with well developed pecten galearis, anterior lacinial chaeta sometimes triangular. Parapods well developed, claws of anterior parapods with some inner teeth. Procercus higher than wide, usually with distinct medioposterior spur, with 3–5 anal setae. Anal tubules relatively short. Body setae relatively short (up to 85 µm long, *Rheocricotopus* s. str.), to relatively long and strong (the longest more than 100 µm long, *Psilocricotopus).*

Systematics

The genus *Rheocricotopus* has been placed in a group including *Psectrocladius* Kieffer, *Paracricotopus* Thienemann & Harnisch, *Mesocricotopus* Brundin, and *Nanocladius* Kieffer both by Brundin (1956: 118) and by Saether (1977 fig. 36, 1980: 131, 1981: 224, 1983 fig. 5). Saether (1981, 1983) shows that *Paracricotopus* forms the sister group of *Rheocricotopus.* The present investigation shows that the similarities particularly between *Psilocricotopus* subgen. n. and *Paracricotopus* are even larger than previously assumed both between the females and the pupae. *Rheocricotopus* s. str. on the other hand, particularly with the description of the pupa of *R. (R.) tuberculatus,* has become even more similar to *Psectrocladius.* Except for the larva the subgen. *Psilocricotopus* could easily be incorporated in *Paracricotopus,* and *Rheocricotopus* s. str. with some more difficulty into *Psectrocladius.* However, the larvae of all three genera seem to preclude this and even if there is no unambiguous synapomorphy showing the genus to be monophyletic, underlying synapomorphies such as a similar development of the humeral pit in both subgenera apparently support the homogeneity of the genus. The plate-like superior volsella appears to be better developed in *Rheocricotopus* than in *Paracricotopus* which could be an autapomorphy for the genus. However, the examined males of *Paracricotopus* in Saether (1980) were not mounted from fresh material and could be somewhat bleached. (The superior volsella was not included in the diagnosis of *Paracricotopus* but is shown in the figure of *P. niger* [Kieff.] [Saether 1981 fig. 1E].) Since several females and immatures still are unknown, material from other regions deserve reexamination, and the larvae indicate that the genus is monophyletic, the genus should at least for the present be kept together.

The two previous species groups clearly each deserve subgeneric rank. However, in view of the lack of unambiguous synapomorphies for the genus as a whole and the presence of several close parallelisms or underlying synapomorphies between the subgenera, it is quite possible that further species or undescribed stages may show more intermediates and obscure the division.

Although, as mentioned, much potential information remains it is now possible and desirable to attempt to delineate the cladogenesis of the sufficiently known species. A scheme of argumentation is presented in Fig. 1. Trends showing the same directions are grouped. The following trends are used (a = apomorphous, p = plesiomorphous):

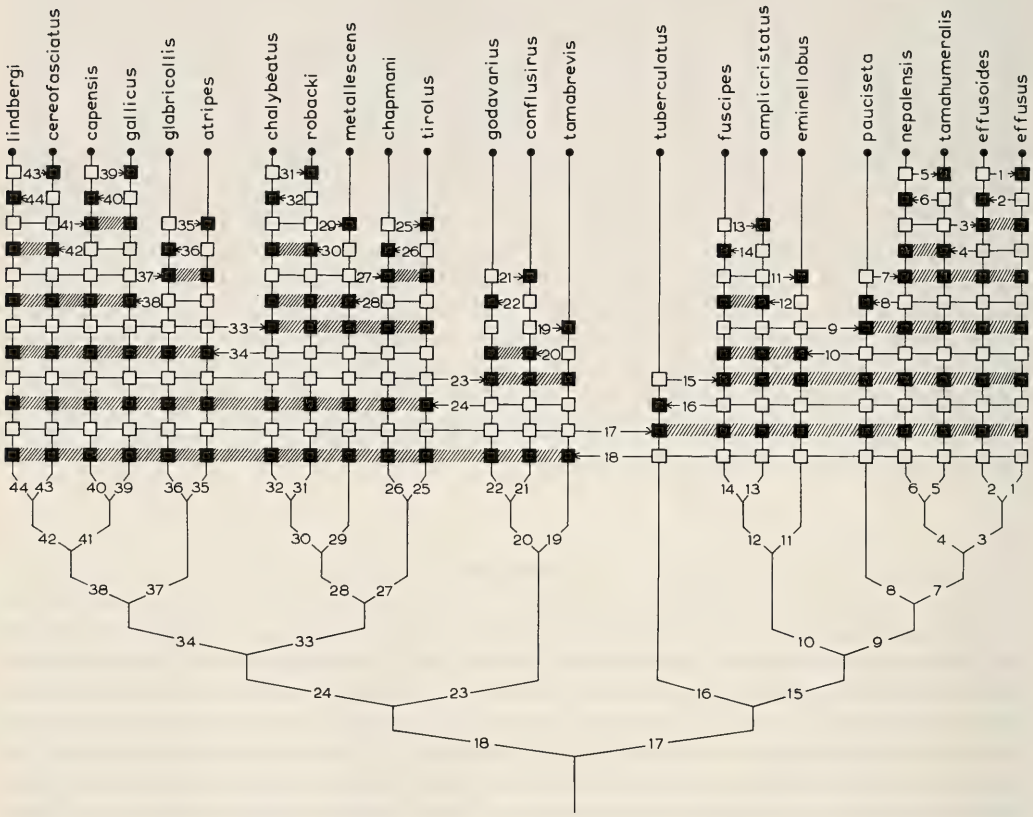


Fig. 1. Scheme of argumentation delineating the cladogenesis of the species of *Rheocricotopus* by means of trends 1–44 (p. 64–68).

Trends 1

Male AR 0.9–1.3 (a); AR 1.5–1.6 (p). – Sensilla chaetica of tarsomere 1 of mid leg absent in both sexes or present in low numbers in female (a); present in both sexes and in relatively high numbers in female (p). – Frontal setae of pupa short (a); long (p).

Trends 2

Spine patch of pupal tergite IV slightly reduced (a); equally strong on IV, V and VI (p). – Anal point with 15–19 setae (a); with 5–13 setae (p). – Conjunctive V/VI without spinules (a); with some (p).

Trends 3

Humeral pit divided into very large characteristically shaped ellipsoid upper part and a smaller parallel ellipsoid lower pit (a); undivided and of different shape (p). – Pedes spurii B on segments II and III (a); on II (p).

The pupa of *R. (R.) nepalensis* Lehm. is unknown and pedes spurii B not shown in *R. (R.) tamahumeralis* Sasa and the last trend may conceivably be incorrect.

Another possible trend belonging here is:

Larval mentum without distinct accessory teeth (a); with (p).

The larvae are known from only 5 species of the nominal subgenus. However, the presence of an accessory tooth appears to be the plesiomorphous character alternative since a similar configuration is present in *Psilocricotopus* and in related genera. The absence of the accessory tooth must be regarded as a reduction. Trends regarding higher chaetotaxy can be erected for several characters both for these species and for some of the other larger species, particularly *R. (R.) fuscipes* and *R. (P.) glabricollis*, but probably are size related and consequently of low phylogenetic value.

Trends 4

Humeral pit large and ovoid with a characteristic lower notch (a); different (p). – Anal lobe reduced (a); well developed (p). – Squama with 2–5 setae (a); with 4–22 setae, more than 6 in normal specimens (p).

Trends 5

Inferior volsella with tooth-like process (a); without (p). – Squama with 2–4 setae (a); with about 5 (p).

Trend 6

Anal lobe of wing strongly reduced (a); less strongly reduced (p).

R. (R.) tamahumeralis and *R. (R.) nepalensis* are very close and may well show up to be conspecific.

Trends 7

Superior volsella with tooth-shaped caudomedian projection (a); rounded or with broad triangular projection incorporating nearly all of volsella (p). – Humeral pit large, ovoid to ellipsoid (a); small, appearing to consist of partly fused small marks (p).

Both these trends appear quite secure. Large humeral pits do occur parallely also in *Psilocricotopus*, but the shapes are quite different.

Trends 8

Gonostylus shortened and widened with reduced crista dorsalis (a); normal (p). – Male AR 0.6–0.8 (a); AR 0.9–1.6 (p).

Trend 9

Superior volsella with tooth-shaped or broadly triangular caudomedian projection (a); bluntly rounded, right-angled (p).

Trend 10

There is no unambiguous trend here. A reduction in the extensiveness of the pupal shagreen and a tendency to reduction in number of filamentous setae on segment VIII (from 5 to 4–5) may be synapomorphies for the group to the left. Similarly the group delimited by trend 10 may have smaller setigerous protrusions of female tergite IX, smaller female gonocoxites and lower chaetotaxy of the female genitalia. However, not all immatures and females of the species are known.

Trends 11

Fringe of pupal anal lobe reduced (8–10 filaments) (a); not reduced (more than 12 filaments) (p). – Inferior volsella strongly projecting (a); not strongly projecting (p). – Crista dorsalis reduced (a); present (p). – Male AR reduced (0.7–0.9) (a); AR higher than 1.0 (p).

Parallel reductions of both crista dorsalis and AR take place in *R. (R.) pauciseta* Saeth.

Trend 12

Crista dorsalis long, prominent but low (a); crista dorsalis short or absent (p).

Trends 13

Costa not extended (a); costa extended (p). – Gonostylus excluding crista dorsalis tapering (a); wider near apex (p). – Crista dorsalis large and elongate, but rounded (a); somewhat smaller (p).

R. (R.) amplicristatus spec. nov. is the only member of *Rheocricotopus s. str.* without costal extension. However, parallel reduction takes place in *R. (P.) chalybeatus* plus *R. (P.) robacki* and the costal

extension is very short in *R. (R.) tuberculatus* and *R. (R.) eminellobus* Saeth. The gonostylus most similar to *R. (R.) amplicristatus* belongs to *R. (R.) nepalensis.*

Trend 14

R. (R.) fuscipes apparently only has autplesiomorphies as compared to *R. amplicristatus.* The sometimes indicated outer corner or even spine on the gonostylus, however, could perhaps be regarded as an autapomorphy.

Trend 15

Tergite IX of female completely divided into two distinct setigerous protrusions (a); division incomplete and less distinct (p).

Trends 16

Abdominal shagreen of pupa strongly reduced with spurs of patches exceptionally strong (a); shagreen more or less extensive with spinules of spine patches grading over in shagreen (p). – L setae of segments V–VII as 3:3:3:4–5 (a); as 4:4:4:4–5 (p). – Pedes spurii B absent (a); present (p). – Anal macrosetae of pupa not apically hooked (a); hooked (p). – Mentum with single median tooth (a); with double (p). – Head capsule with posterioventral tubercles (a); without (p).

Trends 17

Tergite IX of female divided into two setigerous protrusions (a); not divided, or secondarily weakly divided by a median fissure (p). – Gonostylus with low and rounded or absent crista dorsalis (a); crista dorsalis pronounced, triangular (p). – Superior volsella relatively large, rounded or with pronounced projection (a); smaller, rounded (p). – Tergites with patches of spines or spinules (a); without (p). – Tergites VII and VIII at most with weak indication of caudal spinules (a); with caudal spines (p).

The two subgenera are easily separable in all stages. However, the directions of the above trends as well as of trends 18 are somewhat ambiguous. Spine patches, for instance, occur scattered throughout all the closely related genera.

Trends 18

Frontal seta of pupa on prefrons or absent (a); on frontal apotome (p). – Body setae of larva long, more than 100 µm long (a); shorter, less than 85 µm long (p).

The displacement of the frontal setae to the prefrons is a common occurrence in several orthoclads including *Paracricotopus.* The placement of these setae on the frontal apotome, however, clearly is the apomorphous position anagenetically, and the similarity between *Paracricotopus* and *Psilocricotopus* based on underlying synapomorphy. See, however, the introduction to the systematics part.

Trends 19

There apparently is no clear autapomorphy for *R. (P.) tamabrevis* Sasa as compared to *R. (P.) conflusirus* spec. nov. and *R. godavarius* Lehm.

Trends 20

Anal lobe of wing reduced or absent (a); moderately developed (p). – Anal point with 5–6 setae (a); with 10–11 (p).

Trend 21

Leg ratio of front leg about 0.6 (a); about 0.7 (p). (Although the LR is not given by LEHMANN, the leg ratios of mid and hind legs indicate that the front leg ratio in *R. (P.) godavarius* is about as in *R. (P.) tamabrevis.)*

Trends 22

Anal lobe of imago absent (a); well developed to reduced (p). – Male AR 0.3 (a); 0.4 or higher (p). – Squama of male bare (a); with 4 or more setae (p).

Trends 23

Anal lobe of imago reduced (a); moderately to strongly developed (p). – Male AR 0.6 or lower (a); 1.0 or higher (p). – Squama of male with 0–5 setae (a); with 4–22 (p).

Trend 24

Humeral pit moderately large to very large (a); small, appear to consist of partly fused small pits (p).

Trends 25

Pupal anal lobe without fringe (a); with (p). – Only L_1 seta of segment VIII filamentous, the other bristle-like (a); all L setae of VII and VIII filamentous (p).

Trend 26

R. (P.) chapmani apparently only have symplesiomorphies as compared to *R. tirolus.*

Trend 27

Humeral pit narrowly ovoid, distinctly egg-shaped (a); humeral pit differently shaped (p).

The characteristic egg-shape is unique to *R. (P.) tirolus* and *R. (P.) chapmani.* However, the shape of the humeral pit in the other species of the group is not necessarily more plesiomorphous.

Trend 28

Leg ratios of male reduced (LR_1 lower than 0.7) (a); not reduced (LR_1 0.7 or higher) (p).

Trend 29

Scutum with strong bluish metallic sheen (a); metallic sheen absent or slight (p).

Trends 30

Costa not extended (a); extended (p). – Caudal margin of pupal tergite VIII with weak and short spines (a); with relatively long, strong spines (p).

The last of these two trends may belong here or may be shown to belong to trend 28 when the pupa of *R. (P.) metallescens* is known.

Trend 31

There are no non-ambiguous autapomorphies for *R. (P.) robacki* as compared to *R. (P.) chalybeatus.* The slightly lower chaetotaxy is correlated with a slightly smaller size and could be regarded as an autapomorphy.

Trend 32

Gonostylus with a characteristic sharply upwards distal bend apparently fused with an apical crista dorsalis (a); of different shape (p).

Trends 33

Humeral pit ovoid, moderately large (a); of different shape (p). – L setae of segments V–VIII as 3:3:3–4:4–5 or occasionally with fourth vestigial seta also on IV and V (a); L setae all well developed, as 4:4:4:4–5 (p). – Pedes spurii B absent (a); present (p). – Outer scales of pecten epipharyngis broader than median scale (a); scales subequal (p).

The last trend may belong here or under trends 28 or 30. An underlying synapomorphy for the *chalybeatus* group is the capacity in females of some specimens of some species for division of tergite IX.

Trends 34

Humeral pit very large, rectangular, characteristic (a); pit smaller and shaped differently (p). – Median teeth of larval mentum without accessory tooth (a); with (p). (See trends 3.)

Trends 35

Squama with about 6 setae (a); with 12–25 setae (p). – First tarsomere of male middle leg with 2 sensilla chaetica (a); with 4–12 (p).

These and a number of other trends based on chaetotaxy and measurements primarily are related to the smaller size of *R. (P.) atripes.*

Trend 36

S I of larva with 6–7 apical teeth (a); bifid (p).

Although apical teeth or plumosity is the general plesiomorphous character alternative within orthoclads, the division in *R. (P.) glabricollis* appear to be a secondary division as some specimens have two branches each split into 3–4 teeth.

Trend 37

There is no non-ambiguous trend here based on present knowledge. The second trend under 34, however, may belong here.

Trend 38

Costa extension short to moderately long (a); long (p).

Trend 39

Based on available descriptions there is no non-ambiguous autapomorphy for *R. (P.) gallicus* Lehm. as compared to *R. (P.) capensis.*

Trends 40

Number of setae on scutellum very low (4) (a); more numerous (p). – Male AR 0.9–1.0 (a); AR about 1.4 (p).

Two other trends probably belonging here are:

Sensilla chaetica absent (a); present at least in female (p). – Pulvilli reduced (a); well developed (p).

Lehmann (1979: 35) stated that the pulvilli in *R. (P.) capensis* at most are indicated and that there are no sensilla chaetica. However, according to Freeman (1956: 317) the pulvilli are well developed. The sensilla chaetica also easily are overlooked.

Trend 41

Costa barely extended (a); clearly extended (p).

Trends 42

Anal lobe of male not projecting (a); very slightly to strongly projecting (p). – Ground colour of thorax and abdomen yellowish to yellowish brown (a); brown to black (p).

Trend 43

Abdomen two-coloured with yellow segments 1 and 8 or 1 and 6–8 (a); uniformly yellow with brownish tinge (p).

Trend 44

Scutellum whitish yellow (a); darker (p).

The last few trends are rather ambiguous. In some other orthoclad groups there is polymorphism in the shape of the anal lobe, the costal extension and the coloration, and it is not inconceivable that some species of the *atripes* group are synonyms of others.

The above synapomorphic diagram shows the subgenera very clearly and makes it reasonable also to erect six species groups, three in each subgenus. The three groups of *Psilocricotopus;* the *godavarius* group, the *chalybeatus* group, and the *atripes* group; clearly all are monophyletic; while of the three groups in *Rheocricotopus* s. str.; the *turberculatus* group contains only one species, the *effusus* group very clearly is monophyletic, while the *fuscipes* group may not be monophyletic.

It is interesting to note that while the nominal subgenus has representatives only from the Holarctic region with only *R. (R.) nepalensis* from Nepal on the margin of the region, *Psilocricotopus* also is present in the Afrotropical region including the Azores, and the distribution in or near the Holarctic region ranges from Japan, Nepal and Afghanistan to Greenland. Most likely the species described by Johannsen (1932: 726–728) from Indonesia also belong to *Psilocricotopus, R. (P.) lobalis* (Johannsen) probably to the *atripes* group, *R. (P.) rigida* (Johannsen) and *R. (P.) mediocris* (Johannsen) probably to the *godavarius* group. The distributions appear to confirm *Psilocricotopus* as the more plesiomorphic subgenus.

Keys to Rheocricotopus

(*R. lobalis*, *R. rigida* and *R. mediocris* from Indonesia, see above, are not included in the keys.)

Key to male imagines

1. Gonostylus either with pronounced, preapical, triangular crista dorsalis or with apically sharp upward bend fused with apparent crista dorsalis; humeral pits either very large and rectangular, moderately large and circular to ovoid, or small and indistinct; superior volsella rounded, relatively small, never with projection . . . . . *Psilocricotopus* subgen. nov. 2

– Gonostylus without crista dorsalis or crista dorsalis long, low, rounded and preapical; humeral pits either large and ellipsoid or small and indistinct; superior volsella large, nearly rounded, nearly right-angled or with pronounced projection . . . . . *Rheocricotopus* s. str. 15

2. Humeral pits small and indistinct, appear to consist of several small, partly fused circular pits; AR 0.6 or lower . . . . . *godavarius* group 3

– Humeral pit very large to moderately large, rectangular to ovoid, AR 0.8 or higher 5

3. Squama bare, AR about 0.3 (LEHMANN 1969 figs. 9, 14 b, 19 c) . . *R. (P.) godavarius* Lehmann (Nepal)

– Squama with 4–5 setae, AR about 0.4–0.6 4

4. LR_1 about 0.70, anal point with about 10 setae, AR about 0.4 (SASA 1983 fig. 24) . . . . . *R. (P.) tamabrevis* Sasa (Japan)

– LR_1 about 0.60, anal point with about 5 setae, AR about 0.6 (Fig. 2) . . . . . *R. (P.) conflusirus* spec. nov. (Nearctic)

5. Humeral pit moderately large; ovoid or circular, if large and somewhat rectangular gonostylus bent sharply upwards distally . . . . . *chalybeatus* group 6

– Humeral pit very large, rectangular . . . . . *atripes* group 10

6. Gonostylus bent sharply upwards distally and fused with an apical crista dorsalis (LEHMANN 1969 figs. 1, 12 b) . . . . . *R. (P.) chalybeatus* (Edwards) (Palaearctic)

– Gonostylus not bent sharply upwards, crista dorsalis tooth-like or triangular and preapical 7

7. Costa distinctly produced; AR about 0.8; wing length about 1.0 mm; thorax with strong bluish metallic sheen (FREEMAN 1956 fig. 5 d) . . . . . *R. (P.) metallescens* (Goetghebuer) (Afrotropical)

– Costa not to moderately produced; AR 1.0–1.3; wing length 1.2–1.7 mm; thorax without metallic sheen . 8

8. Costa not produced; humeral pit broadly ovoid, nearly circular (SAETHER 1969 fig. 44, 1971 fig. 6 B) . . . . . *R. (P.) robacki* (Beck & Beck) (Nearctic)

– Costa moderately produced; humeral pit narrowly ovoid 9

9. Squama with 9–22 setae, AR 1.2–1.3 (Fig. 4) . . . . . *R. (P.) chapmani* (Edwards) (Holarctic)

– Squama with about 4 setae, AR about 1.0 (LEHMANN 1969 figs. 7, 11 a, 17 b) . . . . . *R. (P.) tirolus* Lehmann (Palaearctic)

10. AR 1.4–1.9 11

– AR 0.9–1.2 12

11. Costal extension long (more than 50 μm); squama with 16–20 setae; first tarsomere of middle leg with 4–12 sensilla chaetica (Fig. 11; LEHMANN 1969 figs. 2, 13 b, 15 b, 16 a, 18 a) . . . . . *R. (P.) glabricollis* (Meigen) (Holarctic)

– Costal extension very short; squama probably with fewer setae and middle leg with fewer sensilla chaetica (LEHMANN figs. 6, 16 c) . . . . . *R. (P.) gallicus* Lehmann (Palaearctic)

12. Ground colour of thorax and part of abdomen yellow to brownish yellow 13

– Ground colour of thorax and abdomen light brown to black 14

13. Abdomen with segments 1 and 8 or 6–8 yellow with other segments black; thorax yellow with brownish black markings and matt black scutellum (FREEMAN 1956 fig. 5 e) . . . . . *R. (P.) cereofasciatus* (Goetghebuer) (Afrotropical)

– Abdomen all yellow with brownish yellow tergites; thorax slight yellow with brown markings and whitish yellow scutellum (LEHMANN 1969 figs. 8, 19 a) . . . . . *R. (P.) lindbergi* Lehmann (Afghanistan)

14. Scutellum with 4 setae only; costa barely produced (FREEMAN 1956 fig. 5 c; LEHMANN 1979 figs. 95–97) . . . . . *R. (P.) capensis* (Freeman) (Afrotropical)

– Scutellum with 8–10 setae; costal extension moderately long (about 70 µm long) (ALBU 1968 fig. 10, LEHMANN 1979 fig. 2, PINDER 1978 figs. 38 F, I, 107 D) . . . . . *R. (P.) atripes* (Kieffer)

15. Superior volsella with triangular to tooth-shaped caudomedian projection . . . . . *effusus* group 16

– Superior volsella bluntly right-angled to rounded 20

16. Humeral pit large and ellopsoid to ovoid; superior volsella with tooth-like projection 17

– Humeral pit small and indistinct (SAETHER 1971 fig. 6 C); most of superior volsella form triangular projection (SAETHER 1969 fig. 47, 1971 fig. 8 D) . . . . . *R. (R.) pauciseta* Saether (Nearctic)

17. Squama with 4–13 setae; humeral pit usually divided into very large ellipsoid upper part and smaller parallel ellipsoid lower pit 19

– Squama with 2–5 setae; humeral pit ovoid with a characteristic lower notch 18

18. Inferior volsella with apicomedian tooth-like projection; anal lobe moderately reduced (SASA 1981 figs. 18–19) . . . . . *R. (R.) tamahumeralis* Sasa (Japan)

– Inferior volsella without apicomedian projection; anal lobe strongly reduced (LEHMANN 1969 figs. 10, 14 a, 19 b) . . . . . *R. (R.) nepalensis* Lehmann (Nepal)

19. Anal point with 15–19 setae; AR 1.4–1.6; LR_1 0.64–0.67, LR_3 0.51–0.55 (Fig. 18 A–D) . . . . . *R. (R.) effusoides* spec. nov. (Nearctic)

– Anal point with 5–13 setae; AR 0.9–1.3; LR_1 0.70–0.74; LR_3 0.57–0.61 (Fig. 18 E) . . . . . *R. (R.) effusus* (Walker) (Holarctic)

20. Crista dorsalis weak to absent; AR 0.66–0.97 21

– Crista dorsalis long and low, but distinct to conspicuous; AR 1.00–1.20 22

21. Inferior volsella strongly projecting medially, costa slightly extended (about 30 µm long) (SAETHER 1969 fig. 43, 1971 figs. 6 A, 8 F) . . . . . *R. (R.) eminellobus* Saether (Nearctic)

– Inferior volsella not strongly projecting, costa barely extended (15–30 µm long) (Fig. 15, CALDWELL 1984 fig. 2) . . . . . *R. (R.) tuberculatus* Caldwell (Nearctic)

22. Crista dorsalis conspicuous; costa not or occasionally barely extended; 1–3 sensilla chaetica on hind leg, none on middle leg (Fig. 16) . . . . . *R. (R.) amplicristatus* spec. nov. (Nearctic)

– Crista dorsalis less conspicuous; costa slightly extended; sensilla chaetica on middle leg, none on hind leg (ALBU 1968 fig. 8; LEHMANN 1969 figs. 4, 12 a, 16 b) . . . . . *R. (R.) fuscipes* (Kieffer) (Palearctic)

Key to pupae

1. Tergites without median patch of spinules; frontal setae on prefrons or lacking . . . . . *Psilocricotopus* 2

– Tergites (III)IV–(V)VI each with one median, rounded patch of spines or strong spinules; frontal setae on frontal apotome . . . . . *Rheocricotopus* s. str. 7

2. Pedes spurii B absent; L setae of segments V–VIII as 3:3:3–4:4–5 or anal lobe without fringe . . . . . *chalybeatus* group 3

– Pedes spurii B present on segment II; L setae of segments V–VIII as 4:4:4:4–5; anal lobe always with fringe . . . . . *atripes* group 5

3. Anal lobe without fringe; only L_1 seta of segment VIII lamelliform, the other setae bristle-like (Fig. 3 B–E) . . . . . *R. (P.) tirolus* Lehmann (Palaearctic)

– Anal lobe with fringe; all L setae of segments VII and VIII lamelliform 4

4. Second dorsocentral (Dc_2) closer to first (Dc_1) than to third (Dc_3); spinules on conjunctives III/IV–V/VI in 3 irregular rows, all anteriorly directed (Fig. 10) . . . . . *R. (P.) chalybeatus* (Edwards) (Palaearctic)

– Dc_2 clearly closer to Dc_3 than to Dc_1; spinules on conjunctives III/IV–V/VI in 1–2 irregular rows, usually posteriorly directed on one or more conjunctives (Fig. 7) . . . *R. (P.) robacki* (Beck & Beck) (Nearctic)

5. Caudal spines of tergite VIII long and strong (LEHMANN 1969 fig. 20 d) 6

– Caudal spines of tergite VIII short (LEHMANN 1979 fig. 101) . . . . . *R. (P.) capensis* (Freemann) (Afrotropical)

6. Anal lobe with 14–16 lamelliform setae; exuvia about 3.0–3.5 mm long . . . . . *R. (P.) atripes* (Kieffer) (Palearctic)

– Anal lobe with 22–25 lamelliform setae; exuvia about 5.0–5.7 mm long (Fig. 13) . . . . . *R. (P.) glabricollis* (Meigen) (Holarctic)

7. Pedes spurii B absent; shagreen on tergites very weak with spur of spine patches conspicuously strong; L setae of segments V–VIII as 3:3:3:4–5 (Fig. 14; CALDWELL 1984 figs. 3, 11, 12) . . . . . *R. (R.) tuberculatus* Caldwell (Nearctic)

– Pedes spurii B present on segment II or II and III, but often low; shagreen on tergites relatively extensive, grading over into spinules of spinule patches; L setae of segments V–VIII as 4:4:4:4–5 8

8. Anal lobe with 8–13 lamelliform setae; posterior row of weak spines present on tergite VII and often indicated by spinules on VIII, shagreen of tergites VII and VIII not extensive or absent 9

– Anal lobe with 11–37 lamelliform setae, when less than 14 setae tergites VII–VIII with relatively extensive shagreen and caudal spinules not distinct 11

9. Tergite III with ill-defined median patch of spines (SASA 1981 fig. 20) . . . . . *R. (R.) tamahumeralis* Sasa (Japan)

– Tergite III without median patch of spines 10

10. Anal lobe with 8–12 lamelliform setae; shagreen on tergites VII and VIII present and distinct, but not extensive . . . . . *R. (R.) eminellobus* Saether (Nearctic)

– Anal lobe with 11–13 lamelliform setae; tergites VII and VIII essentially free of shagreen . . . . . *R. (R.) pauciseta* Saether (Nearctic)

11. Median patch of spinules on tergite IV at most very slightly smaller than that on VI; anal lobe with 11–18 filamentous setae (LEHMANN 1969 fig. 21 b) . . . . . *R. (R.) effusus* (Walker) (Holarctic)

– Median patch of spinules on tergite IV distinctly smaller than that on VI; anal lobe with 18–37 filamentous setae 12

12. Shagreen of tergite III divided into anteriolateral and posteriomedian patches; patches of spinules relatively well marked out from shagreen spinules; anal lobe with 20–37 setae . . . . . *R. (R.) fuscipes* (Kieffer) (Palearctic)

– Shagreen of tergite III continuous, extensive; patches of spinules especially on tergite IV grading over into shagreen spinules; anal lobe with 18–25 setae (Fig. 20) . . . . . *R. (R.) effusoides* spec. nov. (Nearctic)

Key to larvae

1. Body setae long and strong, the longest seta more than 100 µm long . . . . . *Psilocricotopus* subgen. nov. 2

– Body setae short, up to 85 µm long . . . . . *Rheocricotopus* s. str. 5

2. Median mental teeth each with accessory outer tooth; outer scales of pecten epipharyngis broader than median scale 3

– Median teeth each without accessory tooth, at most with weak outer shoulder; scales of pecten epipharyngis subequal 4

3. Basal antennal segment about 55–63 µm long (CRANSTON 1982 figs. 53 a, c, f, g, i) . . . . . *R. (P.) chalybeatus* (Edwards) (Palaearctic)

– Basal antennal segment about 65–69 µm long (Fig. 8) . . . . . *R. (P.) robacki* (Beck & Beck) (Nearctic)

4. S I split into 6–7 apical teeth; basal antennal segment 96–111 µm long (Fig. 14) . . . . . *R. (P.) glabricollis* (Meigen) (Holarctic)
– S I bifid; basal antennal segment shorter . . . . . *R. (P.) atripes* (Kieffer)

5. Median mental tooth or teeth each with accessory outer tooth 6
– Median mental teeth simple or at most with weak outer shoulder 8

6. Mentum with single median tooth, ventromental plates very broad, head capsule with ventral tubercles (CALDWELL 1984 figs. 6–10) . . . . . *R. (R.) tuberculatus* Caldwell
– Mentum with 2 median teeth, ventromental plates less broad and no ventral tubercles on head capsule . . . 7

7. Antennal ratio 1.66–1.94, last antennal segment about 5–6 µm long (CRANSTON 1982 figs. 53 b, d, h) . . . . . *R. (R.) fuscipes* (Kieffer) (Palaearctic)
– Antennal ratio about 1.55, last antennal segment about 10 µm long . *R. (R.) pauciseta* Saether (Nearctic)

8. About 12–13 setae in beard underneath ventromental plates; AR about 1.1–1.3 (Fig. 17) . . . . . *R. (R.) eminellobus* (Saether) (Nearctic)
– About 25–32 setae in beard underneath ventromental plates; AR 1.5–2.1 9

9. Basal antennal segment about 55–69 µm long; AR 1.5–1.8; cardinal beard of 25–31 setae (CRANSTON 1982 fig. 53 e) . . . . . *R. (R.) effusus* (Walker) (Holarctic)
– Basal antennal segment about 70–86 µm long; AR 1.8–2.1; cardinal beard of 32–33 setae (Fig. 21) . . . . . *R. (R.) effusoides* spec. nov. (Nearctic)

Psilocricotopus subgen. nov.

Syn. *Rheocricotopus atripes* group auct.

Type species: *Rheocricotopus atripes* (Kieffer) by present designation.

Diagnostic characters: Male gonostylus with pronounced preapical, more or less triangular crista dorsalis or with apically sharp upward bend; superior volsella relatively small and rounded. Female tergite IX normally undivided, occasionally divided by median fissure. Pupa without spine patches on tergites, but with distinct caudal spines on tergites VII and VIII; frontal setae on prefrons or lacking. Body setae of larvae long, the longest more than 100 µm long. (See also generic diagnosis.)

Etymology: From Greek, *psilos,* bare, smooth; and *Cricotopus,* an orthoclad genus and common ending for several other genera, referring to the bare frontal apotome of the pupa and the lack of median spine patches on the pupal tergites.

godavarius group

Humeral pit of imagines small, appear to consist of partly fused small pits. Immatures not known.

Rheocricotopus (Psilocricotopus) godavarius Lehm.

In the description by LEHMANN (1969: 362) the middle and hind legs probably are mixed. The correct leg ratios apparently should be 0.44 for the middle leg, 0.6 for the hind leg.

Rheocricotopus (Psilocricotopus) conflusirus spec. nov.
(Fig. 2)

Type locality: U.S.A., South Carolina, Oconee Co., Salem, Jocassee Reservoir.

Type material: Holotype, male, Jocassee Reservoir, Salem, Oconee Co., South Carolina, U.S.A., 17/10/75, leg. P. L. Hudson, in coll. Mus. Zool. Univ. of Bergen (ZMBN No. 96).

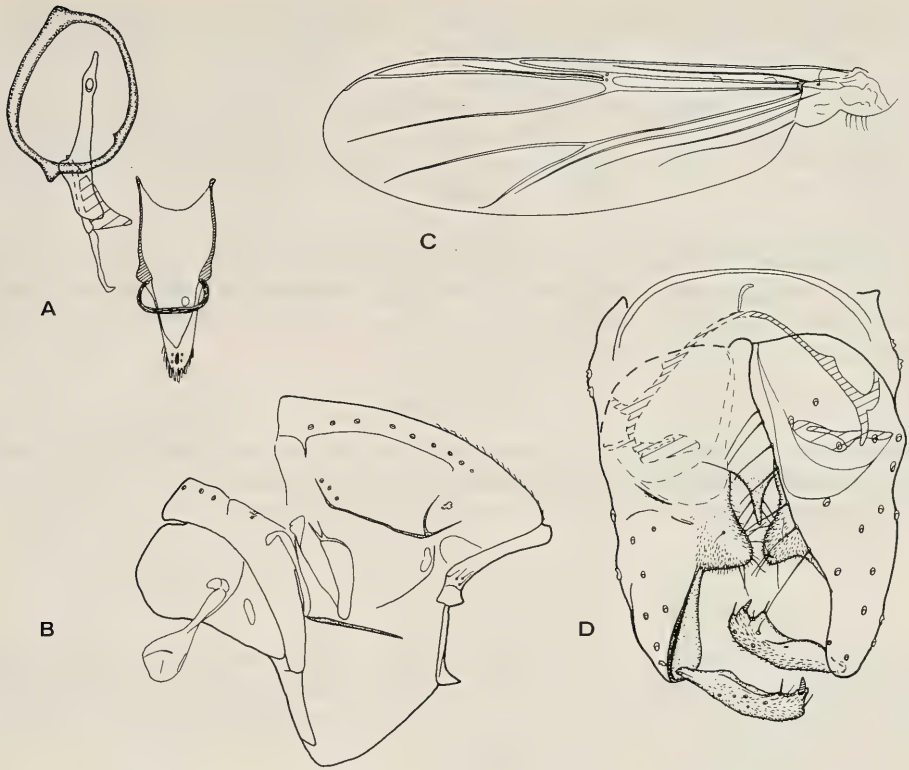


Fig. 2. *Rheocricotopus (Psilocricotopus) conflusirus* spec. nov., male imago: A. Cibarial pump, tentorium and stipes; B. Thorax; C. Wing; D. Hypopygium.

Diagnostic characters: See key on p. 69.

Etymology: From Latin *conflo,* melt, fuse, and *sirus,* pit, referring to the shape of the humeral pit.

Description

Male imago (n = 1)

Total length 2.01 mm. Wing length 1.21 mm. Total length/wing length 1.67. Wing length/length of profemur 2.83. Coloration entirely brownish black.

Head. AR 0.58. Ultimate flagellomere 229 μm long. Temporal setae 6, including 3 inner and 3 outer verticals. Clypeus with 10 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 2A. Tentorium 120 μm long, 23 μm wide at sieve pore. Stipes 113 μm long, 30 μm wide. Palp segments length (micrometers): 23, 41, 71, 90, 141. Third palpal segment with 2 sensilla clavata.

Thorax (Fig. 2B). Antepronotum with 4 lateral setae. Humeral pit small, apparently consisting of 6 fused holes with sclerotized margins. Dorsocentrals 10, acrostichals about 18, prealars 3. Scutellum with 8 setae.

Wing (Fig. 2C). VR 1.12. Wing membrane with fine punctation of microtrichia visible at 200×. Anal lobe very weak. C extension 60 μm long, R_{2+3} barely visible. R with 2 setae. Squama with 5 setae.

Legs. Spur of front tibia 38 μm long; spurs of middle tibia both 15 μm long, of hind tibia 38 μm and 11 μm long. Width at apex of front tibia 38 μm, of middle tibia 28 μm, of hind tibia 36 μm. Comb with

12 setae, 15–38 μm long. Sensilla chaetica not observed. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5	LR	BV	SV	BR
p_1	425	491	293	217	151	99	52	0.60	2.33	3.13	2.0
p_2	421	430	175	104	80	38	38	0.41	3.95	4.86	×
p_3	397	468	–	–	–	–	–	–	–	–	–

Hypopygium (Fig. 2D). Anal point 23 μm long, with 5 setae; laterosternite IX with 2 setae. Phallapodeme 49 μm long, transverse sternapodeme 68 μm long. Gonocoxite 165 μm long, with low superior volsella and simple inferior volsella. Gonostylus 60 μm long; crista dorsalis triangular, pointed; megaseta 8 μm long. HR 2.75; HV 3.36.

Remarks

This species is nearly identical to *R. (P.) tamabrevis* Sasa (1983: 74) but differs in having lower LR_1 and fewer setae on the anal point. A larger material is needed of both these species as well as of *R. (R.) godavarius* in order to confirm that the three species not are conspecific.

chalybeatus group

Humeral pit ovoid, circular or square, moderately large to large. Pupa with L setae of segments V–VIII as 3:3:3–4:4–5 or occasionally a fourth vestigial L seta present also on IV and V; pedes spurii B absent. Larva probably always with outer scales of pecten epipharyngis broader than median scale.

Rheocricotopus (Psilocricotopus) tirolus Lehm.

(Fig. 3)

Rheocricotopus tirolus Lehmann, 1969: 359; LANGTON 1984: 100

Material examined: 1 mature male pupa, 1 female pupal exuvia, River Spey, Newtonmore, Scotland, 6/9/82, leg. P. H. Langton; 2 pupal exuvia, Y Gelli (small tributory, about 1 m wide in the catchment of River Usk near the Brecon Bacons), Wales, 9/8/77, leg. R. S. Wilson (PHL, RSW).

Description

Male imago (n = 1)

Although the male is inside its exuvia and wing and legs not measurable, the description by Lehmann can be supplemented in some details:

Coloration brown with darker vittae. Scutellum light in central area. AR 1.00. Ultimate flagellomere 369 μm long. Clypeus with 10 setae. Lengths of first 4 palpomeres (μm): 30, 41, 64, 101. Thorax (Fig. 3A) with 6 antepronotals, 14 dorsocentrals, 3 prealars, and 8 scutellars. Squama with 4 setae. Anal point with 9 setae, laterosternite IX with 4 setae. Gonocoxite (LEHMANN 1969 fig. 7) 199 μm long. Gonostylus 84 μm long, with 11 μm long megaseta. HR 2.36.

Pupa (n = 4, except when otherwise stated)

Total length 3.40–4.03, 3.67 mm. Length of thoracic horn/length of anal macrosetae 1.52–1.54 in females, 1.57–1.68 in males. Exuvia pale yellowish brown.

Cephalothorax. Frontal seta absent or, on one side of one specimen, 8 μm long, on prefrons (Fig. 3B). Two postorbitals 19–83 μm (3) long; 1 vertical 68 μm (1) long. Median antepronotals 113–161, 138 μm and 94–113 μm (2) long; lateral antepronotal 79–101 μm (3) long. Thoracic horn

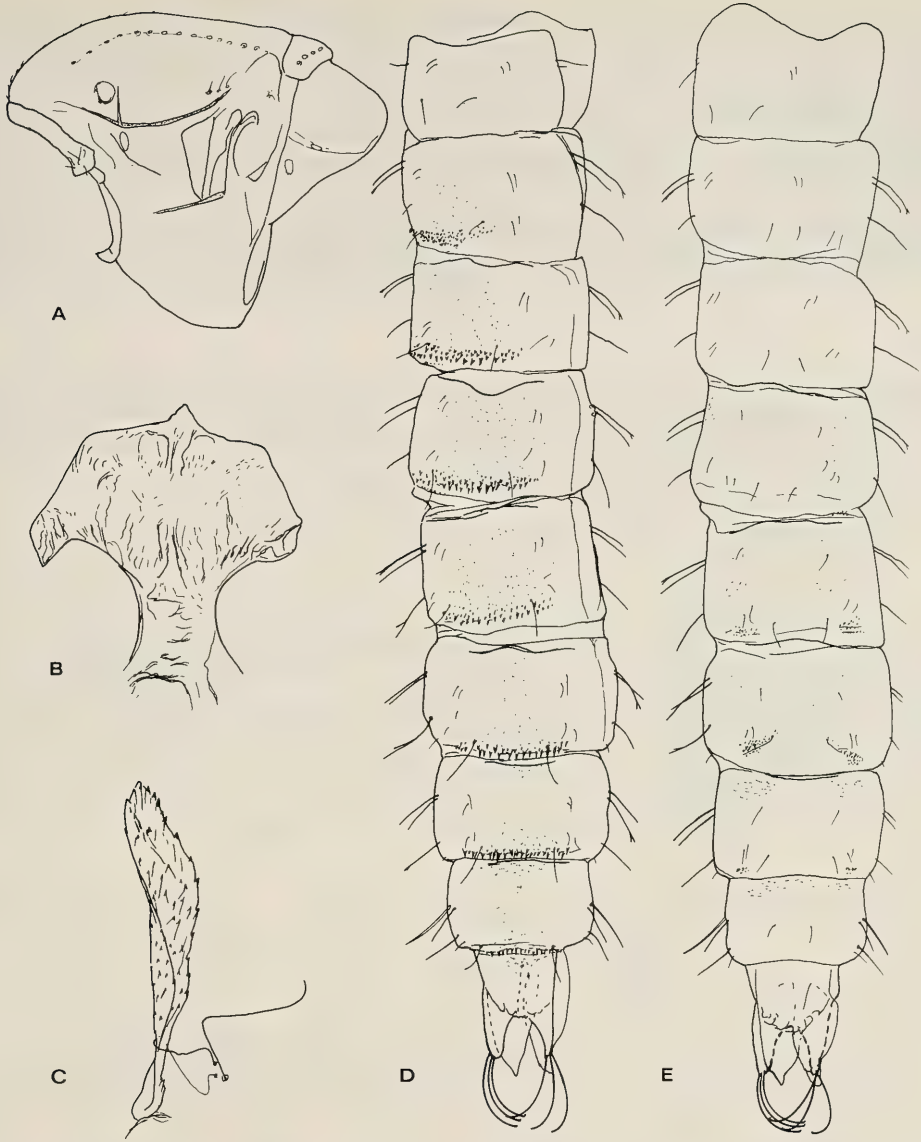


Fig. 3. *Rheocricotopus (Psilocricotopus) tirolus* Lehm.: A. Thorax of male imago; B. Frontal apotome and prefrons of pupae; C. Thoracic horn; D. Pupal tergites; E. Pupal sternites.

(Fig. 3C) 308–341, 326 μm long; 45–64, 54 μm wide. Anterior precorneal seta 131–169, 157 μm long; median seta 75–128, 100 μm long; posterior seta 56–75, 65 μm long. Anterior dorsocentral (Dc_1) 68–98, 79 μm long; Dc_2 75–98, 83 μm long; Dc_3 34–56, 78 μm long; Dc_4 64–71, 68 μm long. Distance between Dc_1 and Dc_2 65–71, 69 μm; between Dc_2 and Dc_3 21–34, 27 μm; between Dc_3 and Dc_4 15–23, 19 μm.

Abdomen (Fig. 3D, E). Shagreen absent on tergite I (T I); T II with sparse median shagreen, T III–V with extensive sparse shagreen, T VI with extensive median shagreen; T VII with posteriomedian shagreen, T VIII with anterior and posteriomedian shagreen, T IX with anteriomedian shagreen.

Sternites (S) I–II and IX bare, III–VI with anteriolateral sparse shagreen, VII with anteriolateral group shagreen, S VIII with anterior group shagreen. Pedes spurii A on S IV–VII. Pedes spurii B absent. Male with about 50–59 hooklets, female with 88–100 hooklets on T II. Number of caudal spines on T III–VIII in males as: 50–53, 50–52, 39–42, 37–40, 26–28, 26–27; in females as: 71–74, 73–74, 66–67, 50–58, 38–45, 28–38. Maximal length (micrometers) of caudal spines on T III–VIII as: 15–23, 20; 15–23, 18; 19–30, 24; 26; 19–26, 24. Conjunctives III/IV and IV/V with median spinules in 1–2 rows, absent from conjunctive V/VI. L setae on segments I–VIII as: 3, 3, 3, 3, 3–4, 4, 4, 4; L_4 short or vestigial on V–VIII; other L setae conspicuously long and bristle like, only L_4 of VIII clearly lamelliform. Anal lobe without fringe; anal macrosetae 199–221, 207 μm long. Genital sac of male overreaches anal lobe by 34 μm, with a 11–15 μm long apical tubercle; genital sac of female 68–98 μm short of apex.

Remarks

The identity of these specimens is not fully certain, since the male imago is teneral and the humeral pit appears slightly larger than that figured by Lehmann (1969 fig. 11a). The legs and wing cannot be measured on this specimen and a comparison with the type material would be of little value. Only a complete rearing can fully confirm the association of the pupa.

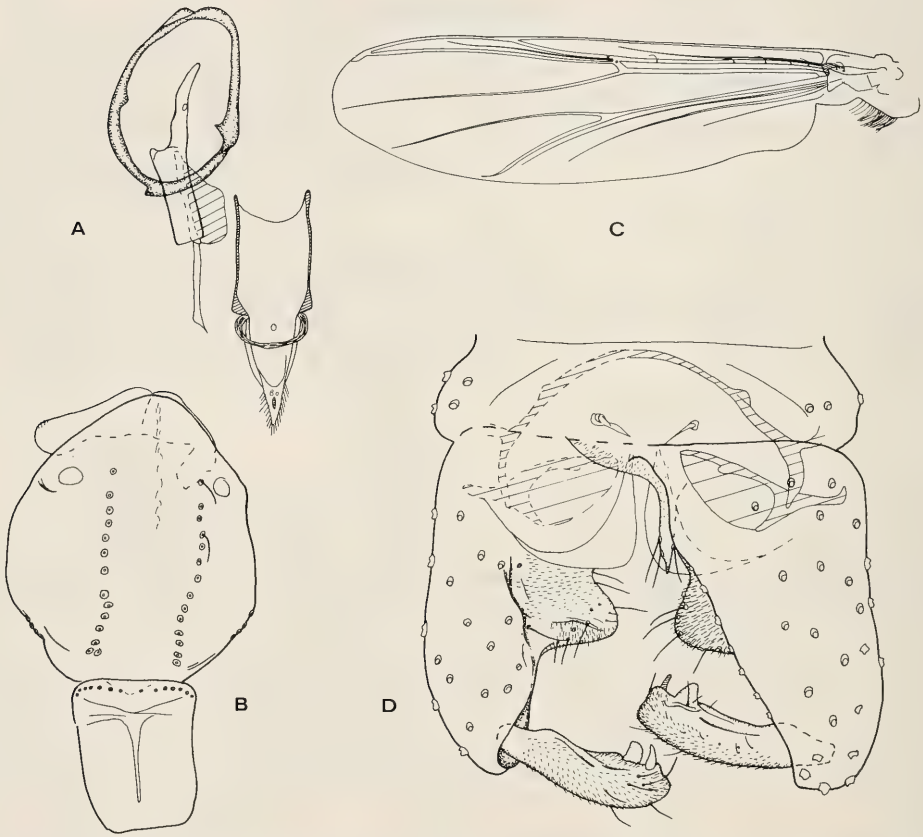


Fig. 4. *Rheocricotopus (Psilocricotopus) chapmani* (Edw.), male imago: A. Cibarial pump, tentorium and stipes; B. Thorax; C. Wing; D. Hypopygium.

Rheocricotopus (Psilocricotopus) chapmani (Edw.)
(Figs. 4, 5)

Spaniotoma (Trichocladius) chapmani Edwards, 1935: 471

Material examined: Holotype, female marked "Type", Lake Fjord, 66.17N, 34.59W, East Greenland, 16/8/33, leg F. S. Chapman (BM 1933–635). Paratypes: 5 females, as holotype (BMNH); 2 males, 4 females, Malaise trap, Blesbekken, Kongsvoll, Oppdal, Sør-Trøndelag, Norway, 31/7, 9/8 and 15/8/82, J. O. Solem (BMNH, RNSSL, ZMBN).

Diagnostic characters. The egg-shaped humeral pit, the extended costa, the high number of squamal setae, the coloration, and the leg ratios will separate the species from other members of the genus.

Description

Male imago (n = 2)

Total length 2.85–3.23 mm. Wing length 1.80–2.02 mm. Total length/wing length 1.59–1.60. Wing length/length of profemur 2.63–2.64. Coloration dark brown with conspicuous clear, narrowly ovoid humeral pit.

Head. AR 1.18–1.29. Ultimate flagellomere 435–501 μm long. Temporal setae of 5 outer verticals. Clypeus with 20–22 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 4A. Tentorium 173 μm long, 34–38 μm wide. Stipes 165–169 μm long, 41–56 μm wide. Palp segments length (micrometers): 38–41, 64–75, 124–128, 139–143, 195–218. Third palpal segment with 2–3 sensilla clavata at apex.

Thorax (Fig. 4B). Antepronotum with 6–7 lateral setae. Humeral pit moderately large, completely egg-shaped, distinct. Dorsocentrals 14–17, acrostichals 17–19, prealars 4. Scutellum with 14 setae.

Wing (Fig. 4C). VR 1.07–1.10. Wing membrane with punctation of microtrichia distinctly visible at 100×. Anal lobe projecting. C extension 41–53 μm long. R with 5–7 setae. Squama with 13–22 setae.

Legs. Spur of front tibia 53–56 μm long; spurs of middle tibia 21–23 μm and 19 μm long; of hind tibia 51–60 μm and 19–23 μm long. Width at apex of front tibia 43 μm, of middle tibia 43–45 μm, of hind tibia 49–53 μm. Comb of 13–14 setae, shortest seta 30 μm long, longest seta 51–60 μm long. Sensilla chaetica apparently absent. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	685–765	751–841	553–586	284–298	208–217	142	76–80
p_2	685–756	671–756	331–359	161–175	123–128	76	66–71
p_3	699–784	799–898	454–510	250–255	198–213	104–118	76–80

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.70–0.74	2.81–2.97	2.60–2.74	2.2–2.6
p_2	0.48–0.49	3.97–4.17	4.10–4.21	2.5–2.6
p_3	0.57	3.11–3.29	3.30	3.7–4.4

Hypopygium (Fig. 4D). Anal point 45 μm long, with 4–10 setae, laterosternite IX with 5 setae. Phallapodeme 86–90 μm long, transverse sternapodeme 90–94 μm long. Gonocoxite 206–214 μm long, with low superior volsella and simple inferior volsella. Gonostylus 94–98 μm long, crista dorsalis bluntly triangular, megaseta 13–15 μm long. HR 2.19–2.20, HV 3.04–3.30.

Female imago (n = 10, except when otherwise stated)

Total length 2.03–2.81, 2.40 mm. Wing length 1.39–1.95, 1.66 mm (9). Total length/wing length 1.38–1.53, 1.45 (9). Wing length/length of profemur 2.72–2.96, 2.80 (9). Coloration blackish brown with black confluent vittae and conspicuous clear humeral pit.

Head. Flagellomere lengths (micrometers, n = 4): 60–79,70; 45–56,52; 45–58,51; 43–62,51; 83–105,95 (9). AR 0.41–0.45, 0.43 (7). Temporals 5–13,7; including 1–4,2 inner verticals; and 4–9,6

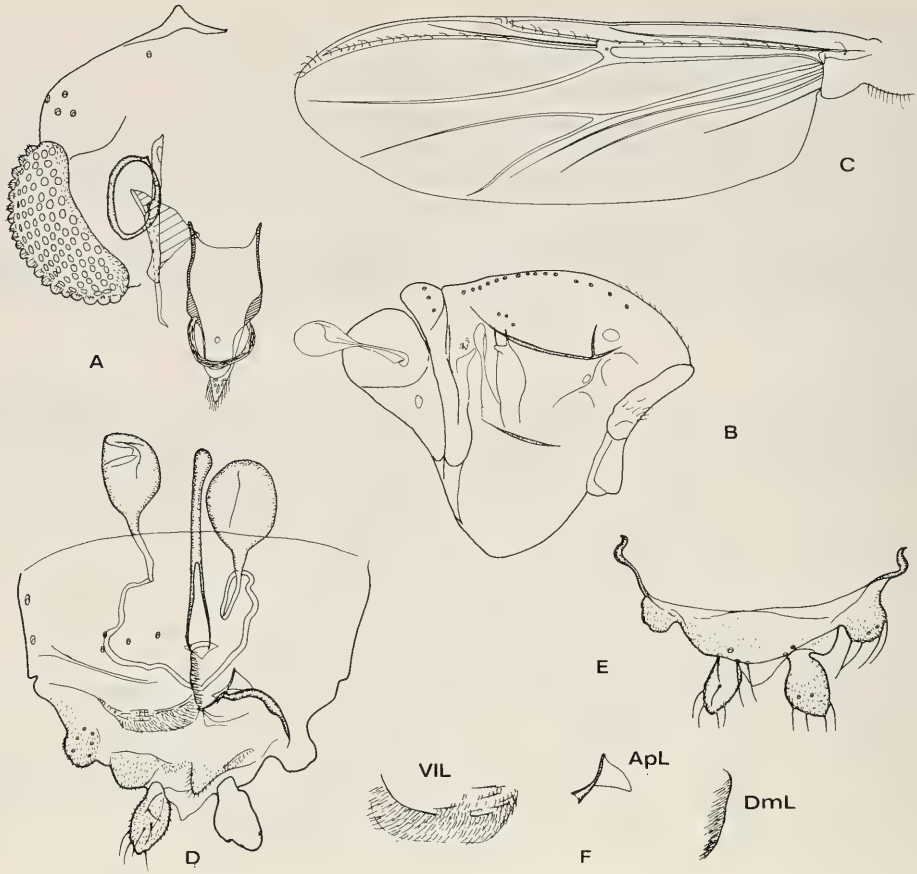


Fig. 5. *Rheocricotopus (Psilocricotopus) chapmani* (Edw.), female imago: A. Cibarial pump, tentorium and stipes; B. Thorax; C. Wing; D. Genitalia, dorsal view; E. Genitalia, ventral view; F. Lobes of gonapophysis VIII (DmL, dorsomesal lobe; VlL, ventrolateral lobe; ApL, apodeme lobe).

outer verticals. Clypeus with 10–25,16 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 5A. Tentorium 143–188,164 μm (9) long; 13–19,17 μm wide. Stipes 124–176,147 μm long; 41–60,50 μm wide. Palp segments length (micrometers): 30–49, 42; 45–71, 59; 86–120, 102; 98–150, 128 (9); 173–244,206 (7). Third palpal segment with 1 median and 3 ventrolateral sensilla clavata at apex. Coronal suture usually only indicated by dark line, present in 4 specimens length 19–56 μm.

Thorax (Fig. 5B). Antepronotum with 6–10,8 lateral setae. Dorsocentrals 12–29,16; acrostichals 11–16,13; prealars 3–4,3. Scutellum with 8–13,10 setae. Humeral pit 38–68,52 μm long; 26–45,36 μm wide; one specimen on one side with 30 μm long, 53 μm wide pit.

Wing (Fig. 5C). VR 1.05–1.09, 1.07 (9). Anal lobe relatively well developed but not projecting. Wing membrane with fine punctation of microtrichia visible at 100×. C extension 75–116,98 μm long. Brachiolum with 1 seta; R with 9–16,10 (9) setae; R_1 with 5–11,8 (9); R_{4+5} with 8–20,14 (9); and C extension with 4–8,6 (9) nonmarginal setae. Squama with 10–21,15 (9) setae.

Legs. Spur of front tibia 24–36,28 μm (8) long; spurs of middle tibia 19–24,22 μm (8) and 17–19,19 μm (8) long; of hind tibia 38–58,47 μm (9) and 15–23,19 μm long. Width at apex of front tibia 34–49,41 μm (8); of middle tibia 38–49,43 μm (8); of hind tibia 41–60,50 μm. Comb with 11–13,13 se-

tae; shortest seta 23–30, 26 µm long; longest 34–50, 42 µm long. Sensilla chaetica 10–22,15 (9) at 0.10–0.20,0.15 (9) to 0.56–0.80,0.65 (9) of ta_1 of middle leg; 6–17,11 (8) at 0.16–0.24,0.20 (8) to 0.39–0.64,0.53 (8) of ta_1 of hind leg. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe (n = 8–9)	ti (n = 8–10)	ta_1 (n = 8–9)	ta_2 (n = 7–8)	ta_3 (n = 5–9)	ta_4 (n = 5–8)	ta_5
p_1	473–701,584	567–813,665	369–493,477	146–236,189	142–184,167	85–113,97	66–71,67
p_2	510–718,627	515–723,629	246–340,280	104–161,118	76–113,84	52– 71,66	52–66,58
p_3	515–747,637	610–846,718	321–425,364	161–227,185	132–189,155	71– 95,80	57–66,64

	LR (n = 8–10)	BV (n = 5–8)	SV (n = 8)	BR (n = 8–10)
p_1	0.63–0.65,0.64	3.00–3.27,3.18	2.82–3.05,2.95	1.4–2.1,1.7
p_2	0.45–0.48,0.46	4.01–4.48,4.27	4.17–4.45,4.32	1.7–2.5,1.9
p_3	0.51–0.55,0.53	3.28–3.62,3.44	3.44–3.63,3.54	2.0–3.1,2.5

Abdomen. Number of setae on tergites I–VIII as (n = 9): 10–26, 17; 17–40, 24; 15–30, 22; 13–22, 18; 13–28, 17; 10–20, 14; 7–15, 12; 10–24, 16. Number of setae on sternites I–VIII as: 0; 0–2, 2; 2–4, 3; 2–10, 5; 5–11, 7; 6–14, 9; 6–11, 9; 6–12, 8. No median setae on sternites I–IV.

Genitalia (Fig. 5E–F). Gonocoxite with 12–21, 16 setae; including 8–11, 9 strong and 4–10, 6 weak setae. Tergite IX undivided except in one specimen from Norway; with 8–13, 11 setae. Cercus 62–94, 79 µm long. Seminal capsule excluding neck 83–94, 88 µm (9) long; 64–83, 69 µm (7) wide; with 15–23, 20 µm (6) long neck. Notum 83–128, 106 µm long.

Remarks

R. chapmani is much darker than *R. tirolus*. However, the darker coloration may be connected with the higher latitude. The females from Norway have 18–21 setae on squama, 5–8 setae on R_1, 8–10 on R_{4+5}, and 14–17 sensilla chaetica on hind leg; while the females from Greenland have 10–17 setae on squama, 7–11 setae on R_1, 14–20 on R_{4+5}, and 6–10 sensilla chaetica on hind leg. Equally large variations, however, are found in other species and there seems to be no doubt about the conspecificity. As in *R. (P.) chalybeatus* tergite IX of the female may sometimes be slightly divided.

Rheocricotopus (Psilocricotopus) robacki (Beck & Beck)

(Figs. 6, 7, 8)

Tricocladius robacki Beck & Beck, 1964: 204
Rheocricotopus kenorensis Saether, 1969: 88; 1971 fig. 6B; syn. nov.

Material examined: Paratype, male reared from larva, Clay Co., Florida, U.S.A., 18/2/63, W. M. Beck Jr. (FSCA); Paratype of *R. kenorensis*, male, fast flowing stream, between miles 18 and 19 on Mando logging road, Kenora, Ontario, Canada, 22/8/67, A. L. Hamilton and O. A. Saether (CNC. No 9989); 19 males, 1 larva, Upper Three Runs Creek, Savannah River Plant, (SRP „F"), Aiken Co., South Carolina, U.S.A., 18–19/9/76; 2/2/77, 11/3/77 and 29/3/77, 16/2/79, 31/3/79, 11/5/79, 7/8/79 and 20/8/79; 30/3/80, 13/4/80, 24/4/80, 1/7/80 and 17/10/80, P. L. Hudson; 5 males, Lower Three Runs Creek, Savannah River Plant, Aiken Co., South Carolina, 31/3/79, 21/8/79, 1/10/79, 18/3/80, P. L. Hudson; 2 males, 2 larvae, Mill Creek, Savannah River Plant, 17/5/77, 28/6/77, 12/5/80, 30/7/80; 3 males, Tinker Creek, Savannah River Plant, Aiken Co., South Carolina, 19/9/76, 19/11/76 and 29/5/80, P. L. Hudson; 1 mature female pupa, Seneca Creek, Hwy 123, Oconee Co., South Carolina, 22/10/77, P. L. Hudson; 1 pupal exuvia, West Prong, Pigeon River, Gatlinburg, Sevier Co., Tennessee, 3/5/77, P. L. Hudson, 1 male reared from larva, South River, Albert Shoals, Dekalb Co., Georgia, 23/10/79, B. A. Caldwell (ANSP, BMNH, CNC, USNM, ZMBN, ZMS).

Description

Male imago

The species is described in sufficient detail by Beck & Beck (1964) and Saether (1969, 1971). In addition can be mentioned: Scutellum with paler central area. AR of examined specimen 1.00–1.33. Squama

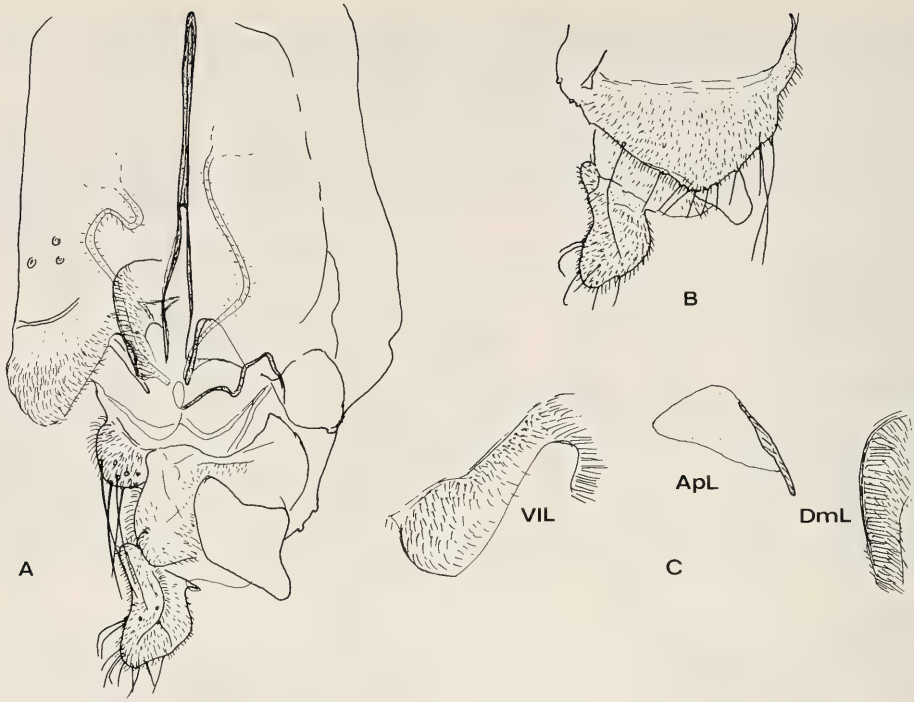


Fig. 6. *Rheocricotopus (Psilocricotopus) robacki* (Beck & Beck), female imago, genitalia: A. Dorsal view; B. Ventral view; C. Lobes of gonapophysis VIII (DmL, dorsomesal lobe; VlL, ventrolateral lobe; ApL, apodeme lobe).

with 5–10 setae. Sensilla chaetica present on ta_1 of middle leg with 1–3 at 0.15–0.16 to 0.20–0.27. Anal point (SAETHER 1969 fig. 44, as *R. kenorensis)* with 6–11 setae.

Female imago (n = 1, based on mature female pupa)

Head. Flagellomeres length (micrometers): 45, 34, 38, 38, 90. AR 0.59. Ultimate palpal segment 146 μm long.

Thorax. Antepronotum with 4 lateral setae. Dorsocentrals 9, prealars 3. Scutellum with 8 setae.

Wing. R with 6 setae, R_1 with 7 and R_{4+5} with 7 setae. Squama with 11 setae.

Abdomen. Number of setae on tergites II–VIII as: 16, 14, 16, 17, 12, 6, 8. Number of setae on sternites III–VIII as: 2, 2, 2, 8, 6, 7.

Genitalia (Fig. 6). Gonocoxite with 13 setae, including 7 strong and 6 weak setae. Tergite IX undivided, with 6 strong and 8 very small setae. Cercus 81 μm long. Notum 105 μm long.

Other details not measureable.

Pupa (n = 3)

Total length 2.83–4.17 mm. Length of thoracic horn/length of anal macrosetae 0.50–0.80. Exuvia greyish brown, relatively dark.

Cephalothorax. Frontal setae on prefrons (Fig. 7A), 15–19 μm long. Median antepronotals 169 μm and 101–113 μm long, lateral antepronotal 45–56 μm long. Thoracic horn, 165–259 μm long, 41–68 μm wide, one specimen normal on one side (Fig. 7B); abnormal on other side (Fig. 7C), 68 μm long, 34 μm wide. Anterior precorneal seta 98–143 μm long, median 75–94 μm long, posterior 150–154 μm long and stronger. Anterior dorsocentral (Dc_1) 41–83 μm long, Dc_2 30–56 μm long, Dc_3

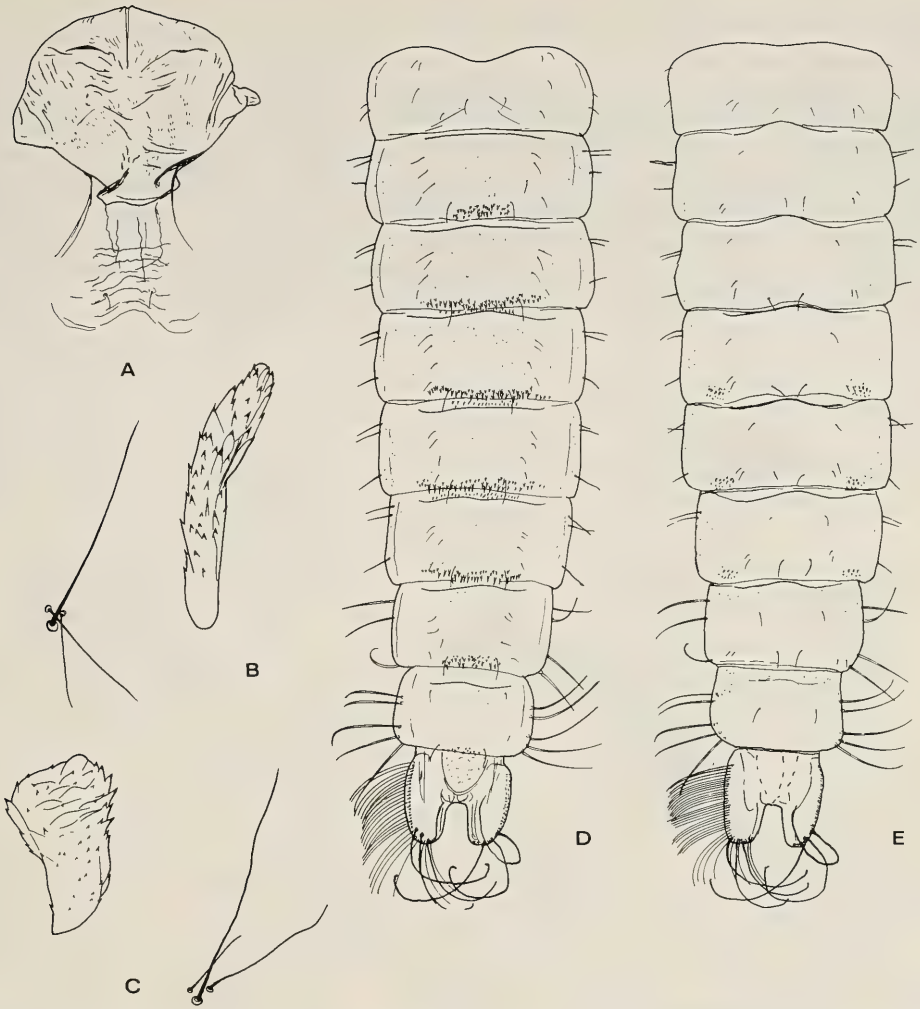


Fig. 7. *Rheocricotopus (Psilocricotopus) robacki* (Beck & Beck), pupa: A. Frontal apotome and prefrons; B. Normal thoracic horn; C. Abnormal thoracic horn; D. Tergites; E. Sternites.

19–53 μm long, Dc_4 45 μm long. Distance between Dc_1 and Dc_2 68–79 μm, between Dc_2 and Dc_3 23–28 μm, between Dc_3 and Dc_4 19–41 μm.

Abdomen (Fig. 7D). Tergite I (T I) bare; T II with sparse median and lateral shagreen; T III–IV with extensive, but sparse; T V–VI with median, posterior and lateral; T VII–VIII with anterior; T IX with median shagreen. Sternite I (S I) and S IX bare, S II–III with posteriolateral, S IV–VI with lateral, and S VII–VIII with anteriolateral shagreen. Pedes spurii A on S IV–VI. Pedes spurii B absent. T II with about 50–60 caudal hooklets. Number of caudal spines on T III–VIII as: 48–68, 55–62, 55–62, 35–43, 26–45, 10–30 (vestigial). Maximal length (micrometers) of caudal spines on T III–VIII as: 19–23, 19–23, 23–34, 26–34, 11–24, 4–6. Conjunctives III/IV to V/VI with relatively strong spinules in 1–2 rows, variably anteriorly or posteriorly directed. L setae on segments I–VIII as: 2, 3, 3, 3, 3, 3, 3–4, 5; all L setae lamelliform on segments VII and VIII, bristle-like on anterior segments. Anal lobe with 26–29 setae in fringe; anal macrosetae 319–330 μm long.

Larva (n = 2, both associated larval exuvia)

Head capsule length 0.40–0.41 mm.

Head. Antenna as in Fig. 8A. Lengths of antennal segments (micrometers): 66–69, 14–23, 5–7, 6–7, 6–7. AR 1.56–1.71. Basal antennal segment 17–19 μm wide, distance from base to ring organ 2–9 μm, to basal mark of seta 6 μm, to distal mark 33 μm. Lauterborn organs 6 μm long. Blade 28–31 μm long, accessory blade 14 μm long. Labrum and epipharyngeal area about as in *R. chalybeatus* (Cranston 1982 fig. 53c), with outer scales of pecten epipharyngis broader than median scale. Premandible 62–71 μm long. Mandible (Fig. 8B) 121–124 μm long. Maxilla as in Fig. 8C. Mentum as in Fig. 8D, ventromental plate 14–19 μm wide, with 16 setae underneath. Postmentum 225 μm long.

Abdomen. Longest body setae 169 μm long. Posterior part of abdomen lost.

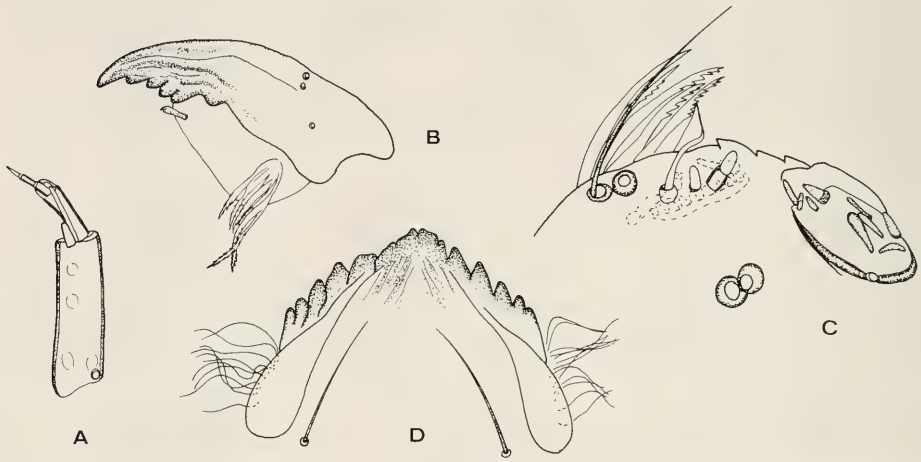


Fig.8. *Rheocricotopus (Psilocricotopus) robacki* (Beck & Beck), larva: A. Antenna; B. Mandible; C. Maxilla; D. Mentum.

Remarks

R. robacki is remarkably similar to *R. chalybeatus* in all stages except for the "normal" male gonostylus. The hind tibia carries the normal 2 apical spurs not 1 spur as wrongly stated by Beck & Beck (1964: 204).

Rheocricotopus (Psilocricotopus) chalybeatus (Edw.)
(Figs. 9, 10)

Spaniotoma (Trichocladius) chalybeatus Edwards, 1929: 331
Eukiefferiella urbanus Goetghebuer, 1932: 101
Trichocladius leruthi Goetghebuer, 1939: 2
Rheocricotopus chalybeatus (Edw.); Lehmann 1969: 354, Hirvenoja 1973: 340; Langton 1984: 98

Material examined: Lectotype, male, canal nr. Watford, Herts., England, 21/8/16, F. W. Edwards 19/6–192, by present designation (BMNH). Other material, male reared from larva, River Teign near Clayford, Devon, England, 3/6/78, P. S. Cranston; female reared from pupa, River Lea, Letty Green, Hertfordshire, England, 8/5/76, P. S. Cranston; female, misidentified paralectotype of *Chironomus glabricollis* Meigen (see p. 86), July–Aug., coll. Meigen (BMNH, MNHN, ZMBN).

Description

Male imago (n = 2, except when otherwise stated)

The redescription given by LEHMANN (1969: 354) can be supplemented in some details: Ultimate flagellomere 364 µm (1) long. Temporal setae 3–5, including 1 inner and 2–4 outer verticals. Palp segments length (micrometers): 30–38, 49–56, 79–96, 94–116, 131–233. Third palpal segment with 1 lanceolate sensillum clavatum at apex. Antepronotum with 4 lateral setae. Dorsocentrals 10–14, prealars 3–4. Scutellum with 8 setae. VR 1.13. Wing membrane with fine punctation of microtrichia visible at 125×. Costa extension 0–15 µm. R with 2–4 setae. Squama with 8–14 setae. LR_1 0.62–63, LR_2 0.51 (1), LR_3 0.56–0.57. Sensilla chaetica 5 (1) at 0.12–0.26 of ta_1 of middle leg, none on hind leg. Hypopygium as in LEHMANN (1969 fig. 1) and PINDER (1978 figs. 38C, 117A). Anal point with 8–9 setae.

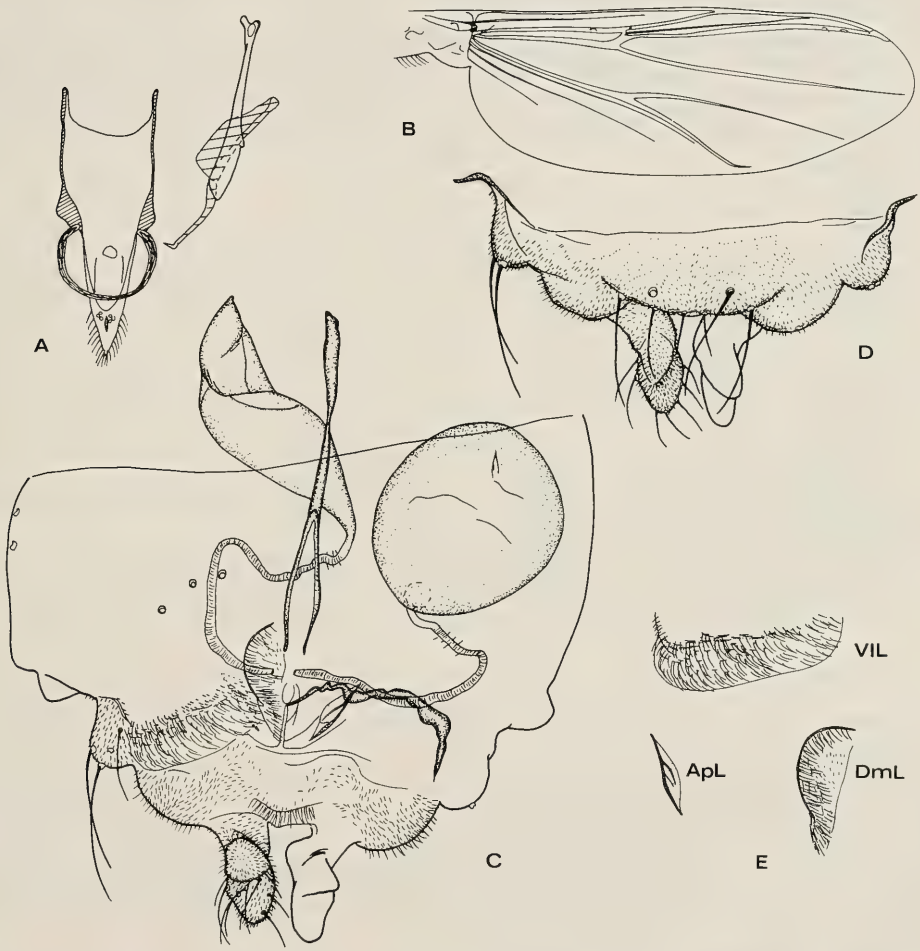


Fig. 9. *Rheocricotopus (Psilocricotopus) chalybeatus* (Edw.), female imago: A. Cibarial pump, tentorium and stipes; B. Wing; C–E. Genitalia, dorsal (C) and ventral (D) aspect and lobes of gonapophysis VIII (E) (DmL, dorsomesal lobe; VlL, ventrolateral lobe; ApL, apodeme lobe).

Female imago (n = 2, except when otherwise stated)

Total length 2.10–2.17 mm. Wing length 1.29–1.39 mm. Total length/wing length 1.63–1.65. Wing length/length of profemur 2.78–2.87. Coloration blackish brown.

Head. Flagellomeres length (micrometers): 53, 30, 41, 45, 90. AR 0.55. Temporals 3–5, including 1 inner and 2–4 outer verticals. Clypeus with 12–14 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 9A. Tentorium 135–143 μm long, 15–19 μm wide. Stipes 124–154 μm long, 30 μm (1) wide. Palp segments length (micrometers): 30–38; 45–49, 79; 90 (1); 165 (1). Sensilla clavata not observable. Coronal suture absent.

Thorax. Antepronotum with 4 lateral setae. Dorsocentrals 10–16, prealars 3. Scutellum with 8–10 setae. Humeral pit as in male (Lehmann 1969 fig. 12b).

Wing (Fig. 9B). VR 1.10–1.14. Wing membrane with punctation of microtrichia visible at 125×. Costa not extended. Brachiolum with 1 seta, R with 7–8 setae, R_1 with 1–8, and R_{4+5} with 3–6 setae. Squama with 7–11 setae.

Legs. Spur of front tibia 26–34 μm long, spurs of middle tibia 15–19 μm and 11 μm long, of hind tibia 38–41 μm and 15–19 μm long. Width at apex of front tibia 34–39 μm, of middle tibia 38–39 μm, of hind tibia 41–43 μm. Comb of 11–12 setae, 23–41 μm long. Sensilla chaetica 7–8 at 0.10–0.12 to 0.29–0.36 on ta_1 of middle leg, 4 (1) at 0.16–0.33 (1) on ta_1 of hind leg. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	458–463	558	321	170–189	132–137	85–90	57–61
p_2	444–454	454–482	227	104	76– 85	38–47	43–52
p_3	444–473	558–567	302–321	161 (1)	132 (1)	57 (1)	57 (1)

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.58	2.81–3.01	3.16–3.18	1.8
p_2	0.47	4.03–4.33	3.96–4.13	1.7–2.3
p_3	0.54–0.57	3.35 (1)	3.22–3.24	2.3

Abdomen. Number of setae on tergites I–VIII; 16–21, –, 10–14, 9–11, 9–10, 9, 8–11, 11–15. Number of setae on sternites I–VIII: 0(1), 2(1), 2(1), 3–6, 6–8, 4–7, 4–5, 6–8.

Genitalia (Fig. 9C, D, E). Gonocoxite with 7–8 setae, including 4 strong and 3–4 weak setae. Tergite IX at least sometimes divided by median fissure, with 8 setae. Cercus 60–86 μm long. Seminal capsules 135–158 μm long, 79 μm (1) wide, neck triangular 23–26 μm long. Notum 99–116 μm long.

Pupa (n = 2)

Total length 3.04–3.24 mm. Length of thoracic horn/length of anal macrosetae 0.53–0.72. Exuvia greyish brown, relatively dark.

Cephalothorax. Frontal setae on prefrons (Fig. 10A), 30–34 μm long. Median antepronotals 113–169 μm and 68–94 μm long; lateral antepronotal 56–64 μm long. Postorbitals 23–30 μm and 34–45 μm long, vertical 30–45 μm long. Thoracic horn (Fig. 10B, Langton 1984 fig. 32a) 176–229 μm long, 30–34 μm wide. Anterior precorneal seta 101–120 μm long; median seta strong, 143–169 μm long; posterior seta 60–83 μm long. Anterior dorsocentral (Dc_1) 60–71 μm long, Dc_2 49–60 μm long, Dc_3 30–53 μm long, Dc_4 41–60 μm long. Distance between Dc_1 and Dc_2 23–41 μm, between Dc_2 and Dc_3 60–68 μm, between Dc_3 and Dc_4 30–45 μm.

Abdomen (Fig. 10C, D; Langton 1984 fig. 32a). Tergite I (T I) bare; T II–V nearly bare, with indication of lateral spinules; T VI–VIII with sparse median shagreen; T IX with anterior shagreen. Sternites I (S I) and IX bare, S II–V with sparse anteriomedian and lateral shagreen, S VI–VIII with median and lateral shagreen. Pedes spurii A present on S IV–VI. Pedes spurii B absent. T II with about 90–100 caudal hooklets. Number of caudal spines on T III–VIII as: 56–70, 49–58, 46–53, 35, 24–25, 12–27.

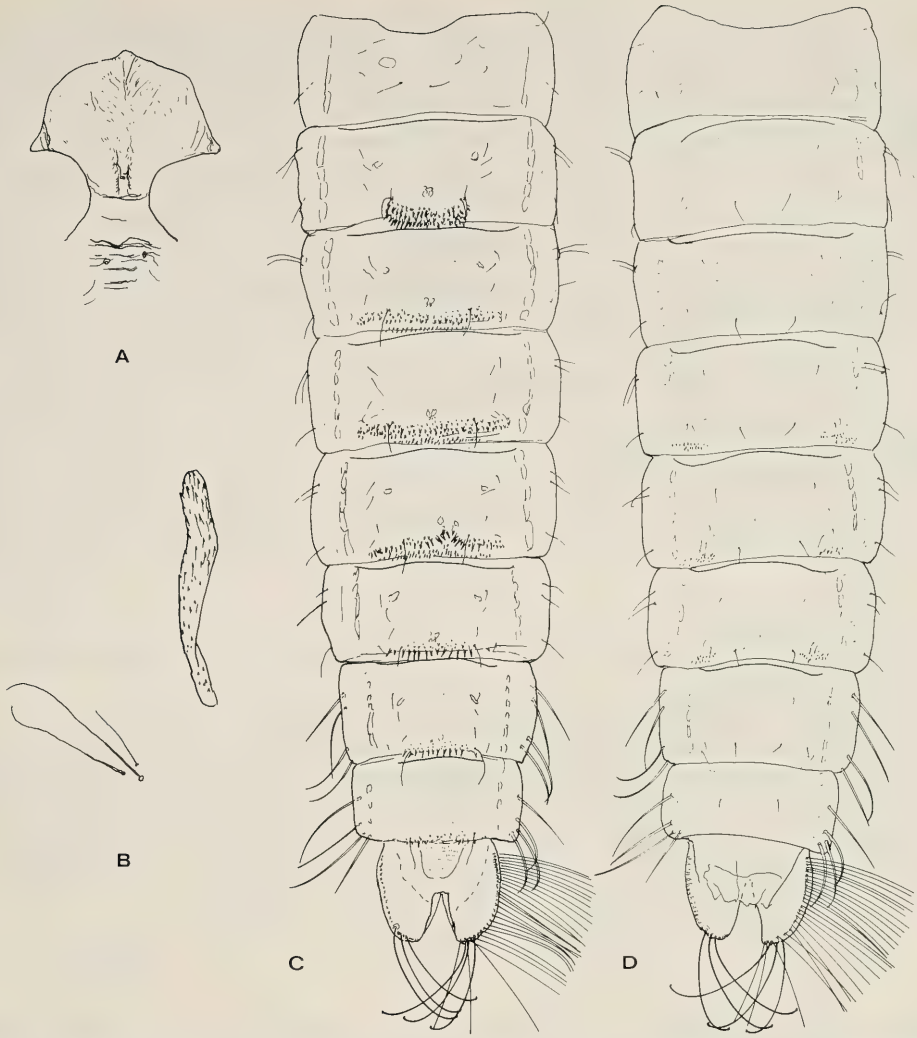


Fig. 10. *Rheocricotopus (Psilocricotopus) chalybeatus* (Edw.), pupa: A. Frontal apotome and prefrons; B. Thoracic horn; C. Tergites; D. Sternites.

Maximal length (micrometers) of caudal spines on T III–VIII as: 19–23, 23, 23–26, 26–34, 19–26, 4–11. Conjunctives III/IV to V/VI each with 2–3 rows of anteriorly directed spinules. L setae on segments I–VIII as: 2, 3, 3, 3, 3, 4, 4–5; all lamelliform on segments VII and VIII. Anal lobe with 25–26 (19–26 in Langton 1984: 98) setae in fringe, anal macrosetae 319–330 μm long. Genital sac of female 94 μm short of apex of anal lobe, genital sac of male not measurable.

Larva

The larva is described by Cranston (1979: 301, 1982: 130).

Remarks

R. chalybeatus is remarkable similar to *R. robacki.* Also in *R. robacki* there is a tendency to an upward bend of the apex of the gonostylus. *R. chalybeatus* does have a triangular crista dorsalis, but it is

moved near apex. In the pupa, in addition to the difference mentioned in the key, the shagreen is weaker in *R. chalybeatus*. The humeral pit of *R. chalybeatus* is nearly as large as in the *atripes* group and at least some females have divided tergite IX. Especially the females thus may be difficult to identify. However, only *R. robacki* and *R. chalybeatus* have costal extension lacking combined with distinct humeral pits.

atripes group

Humeral pit very large, nearly rectangular. Pupa with L setae of segments V–VIII as 4:4:4:4–5, pedes spurii B present. Larval pecten epipharyngis consisting of 3 subequal scales.

Rheocricotopus (Psilocricotopus) atripes (Kieff.)

Cricotopus atripes Kieffer, 1913: 22
Spaniotoma (Trichocladius) foveatus Edwards, 1929: 330
Trichocladius iridipennis Storå, 1945: 25

Material examined: 1 male, River Fulda, West Germany, 28/5/69, J. Lehmann (as *R. foveatus*) (ZMBN).

Description

Male imago (n = 1)

The redescriptions given by Albu (1968: 464) and Lehmann (1969: 352, as *R. foveatus*) can be supplemented in some details:

Ultimate flagellomere 482 µm long. Temporal setae 4, all outer verticals. Clypeus with 10 setae. Tentorium 165 µm long, 30 µm wide at sieve pore. Stipes 150 µm long, 53 µm wide. Palp segments length (micrometers): 38, 64, 128, 143, 248. Third palpal segment with 2 median sensilla clavata. Antepronotum with 4 lateral setae. Dorsocentrals 11, prealars 4. Scutellum with 8 setae. VR 1.04. Wing membrane with fine punctation of microtrichia visible at 250×. C extension 68 µm long. R with 8 setae. Squama with 6 setae. LR_1 0.80, LR_2 0.56, LR_3 0.59. Sensilla chaetica 2 at 0.13–0.29 on ta_1 of middle leg, none on hind leg. Hypopygium as in Albu (1968 fig. 10), Lehmann (1969 fig. 2) and Pinder (1978 figs. 38 F, I, 117D), all as *R. foveatus*. Anal point with 5 setae.

Pupa

According to Lehmann (1969: 354) and Hirvenoja (1973: 340) the pupae of *R. atripes* are nearly identical to those of *R. glabricollis* (as *R. gouini* [Goetgh.]). Langton (1984: 98, fig. 32c), however, includes 2 reared and associated pupae in his key. These pupae differ clearly from *R. glabricollis* in having a smaller size (length of exuviae 3.2 mm and 3.3 mm, length of thoracic horn 275 µm and 300 µm) and fewer setae in the fringe (14 and 16) than in *R. glabricollis*.

Larva

Cranston (1982: 132) includes *R. atripes* in his key based on a single specimen from a Welsh stream. The larva is smaller than *R. glabricollis* and has a bifid S I as opposed to several apical teeth in *R. glabricollis*.

Rheocricotopus (Psilocricotopus) glabricollis (Meig.)
(Figs. 11–14)

Chironomus glabricollis Meigen, 1830: 248
Paratrichocladius ornaticollis Santos Abreu, 1918: 54
Cricotopus boiemicus Kieffer, 1922: 148

Trichocladius gouini Goetghebuer, in GOUIN 1936: 170
Spaniotoma (Psectrocladius) sp. A JOHANNSEN, 1937: 68, syn. nov.
Trichocladius extatus Roback, 1957: 84, syn. nov.

Material examined: Lectotype, male (here designated) of *Chironomus glabricollis* Meigen (MNHN). Paralectotypes, 3 males, 2 females of *Chironomus glabricollis* Meigen (only 1 male belongs to *R. (P.) glabricollis* while one male belongs to *R. (R.) effusus* [Edw.]; 1 male, 1 female to *Paratrichocladius rufiventris* [Meig.]; and 1 female to *R. (P.) chalybeatus* [Edw.]). Holotype, female, of *Trichocladius extatus* Roback, ANSP No. 6792, mounted on 2 slides, 26B (ROBACK 1957: 9) nr. Springhouse along Rose Glen Road, Gladwyne, Pennsylvania, U.S.A., 17–23/6/53, S. S. Roback; paratypes, mature male pupa (allotype), as holotype; mature female pupa, mature male pupa with larval exuvia; other material, 1 pupa with larval exuvia, 1 pupa, 3 larvae, as holotype; 2 larvae, 24A (ROBACK 1957: 8), small unnamed stream on Schuylkill impounding basin near Abrams, Pennsylvania, U.S.A., 15/6/53, S. S. Roback; pupa, Red Clay Creek, Yorklyn, Pennsylvania, U.S.A., 23/7/56, S. S. Roback (ANSP). One male, female of *R. glabricollis* sensu Edwards, Snailbeack, Salop, England, 22–28/7/30, F. W. Edwards (1920–277) (BMNH). Two males, as *R. gouini* in SAETHER (1983: 58), light-trap, $1^1/_4$ miles off McCreavy Island, Lake Winnipeg, Manitoba, Canada, 15/7/69, S. S. Chang (ZMBN). Four males with pupae and larvae, 3 females with pupae and larvae, 3 pupae reared from larvae, 4 pupae, 1 larva, small stream, Booker Springs Road, Clemson, Pickens Co., South Carolina, 22/2/83, 1/3/83 and 7/3/83, P. L. Hudson; 2 males, 8 females, 18 Mile Creek, Clemson, Pickens Co., South Carolina, U.S.A., 1/1/80, 1–25/1/81, 18/9/81 and 10/3/82, P. L. Hudson; 1 male, Hudson's bathroom, Clemson, South Carolina, U.S.A., 12/4/80, P. L. Hudson; 1 male, Chatooga River, Mountula Rest, Oconee Co., South Carolina, 14/4/74, P. L. Hudson; 1 female, Le Conte Creek, Gatlinburg, Sevier Co., Tennessee, 4/5/80, P. L. Hudson (CNC, USNM, ZMBN, ZSM).

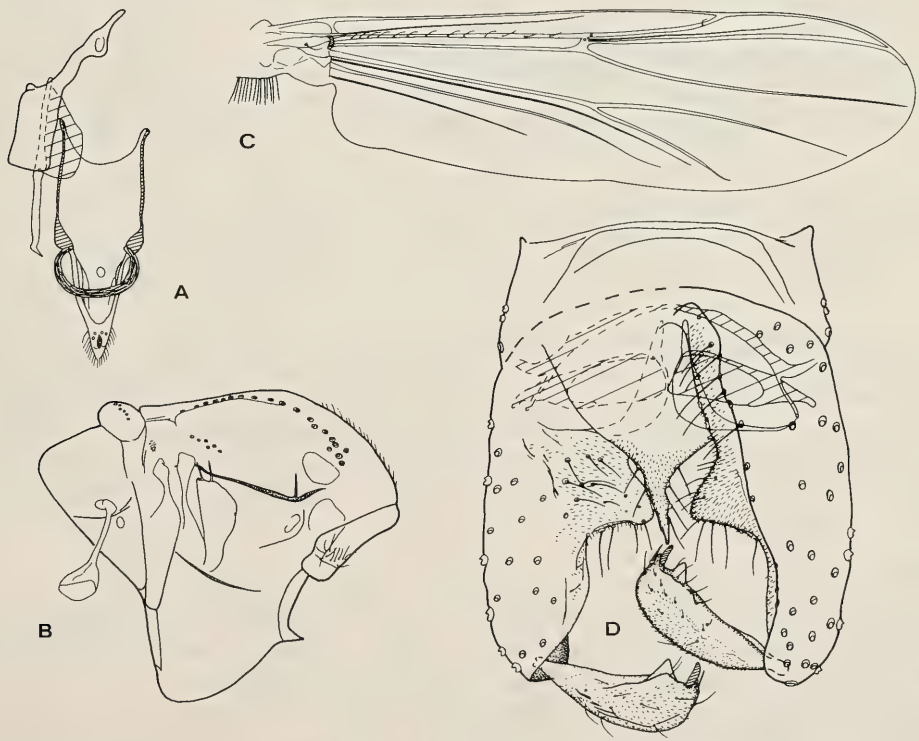


Fig. 11. *Rheocricotopus (Psilocricotopus) glabricollis* (Meig.), male imago: A. Cibarial pump, tentorium and stipes; B. Thorax; C. Wing; D. Hypopygium.

Description

Male imago (n = 7–8, except when otherwise stated)

Total length 2.93–3.90, 3.52 mm. Wing length 1.63–2.34, 2.06 mm. Total length/wing length 1.61–1.80, 1.69. Wing length/length of profemur 2.40–2.55, 2.51. Coloration pale brown to dark brown with blackish brown to black confluent or separate vittae and markings and dark scutellum.

Head. AR 1.45–1.77, 1.62 (10). Ultimate flagellomere 524–718, 629 μm (10) long. Temporal setae 5–8, 8; including 1–3, 2 inner and 3–6, 6 outer verticals. Clypeus with 11–17, 15 (9) setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 11A. Tentorium 195–219, 204 μm long; 38–45, 42 μm wide. Stipes 158–188, 174 μm long; 38–56, 51 μm wide. Palp segments length (micrometers): 38–53, 45; 64–90, 76; 109–143, 123; 150–197, 167; 210–274, 235. Third palpal segment with 4–6, 5 sensilla clavata at apex.

Thorax (Fig. 11B, Lehmann 1969 fig. 13b). Antepronotum with 8–13, 10 lateral setae. Humeral pit very large, rectangular. Dorsocentrals 15–26, 19; acrostichals 11–19, 14; prealars 4–8, 5. Scutellum with 12–16, 14 setae.

Wing (Fig. 11C, Lehmann 1969 fig. 16A). VR 1.04–1.09, 1.06. Wing membrane with fine punctation of microtrichia visible at 200×. Anal lobe slightly projecting. C extension 53–116, 82 μm long. R with 6–13, 9 (9) setae. Squama with 12–24, 16(9) setae.

Legs. Spur of front tibia 53–75, 62 μm long; spurs of middle tibia 19–26, 23 μm and 17–24, 21 μm (6) long; of hind tibia 51–71, 63 μm and 19–24, 21 μm long. Width at apex of front tibia 47–54, 52 μm; of middle tibia 45–56, 49 μm; of hind tibia 49–64, 58 μm. Comb of 12–14, 13 setae; shortest seta 26–38, 32 μm long; longest seta 53–71, 60 μm long. Sensilla chaetica 4–12, 7(5) at 0.07–0.11, 0.09 (4) to 0.21–0.42, 0.33 (4) on ta_1 of middle leg; 0–2, 1 (4) at 0.21–0.44 (2) on ta_1 of hind leg. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	680–917,818	784–1049,925	680–907,792	340–444,385	255–321,280	189–227,204	80–104,93
p_2	652–819,781	651– 898,795	388–529,464	170–236,210	123–175,154	61–104,82	47– 76,64
p_3	652–888,789	803–1139,997	501–699,612	246–340,296	198–274,238	104–151,126	66– 90,78

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.84–0.89,0.85	2.47–2.73,2.63	2.15–2.32,2.20	1.8–2.4,2.1
p_2	0.57–0.59,0.58	3.83–4.21,4.02	3.36–3.46,3.41	2.5–2.7,2.6
p_3	0.61–0.62,0.62	3.14–3.47,3.24	2.89–2.97,2.93	3.3–4.7,4.0

Hypopygium (Fig. 11D; Lehmann 1969 fig. 2, Pinder 1978 figs. 38G, J, 118). Anal point 45–62, 58 μm long; with 6–8, 7 setae; laterosternite IX with 4–7, 5 (10) setae. Phallapodeme 68–94, 82 μm (9) long; transverse sternapodeme 75–101, 91 μm long, not measurable in 2 additional specimens because of irregularly developed oral projections. Gonocoxite 210–263, 244 μm (10) long, with low superior volsella and simple inferior volsella. Gonostylus 94–113, 104 μm (10) long; crista dorsalis pointed and triangular; megaseta 11–19, 14 μm (10) long. HR 2.22–2.47, 2.35 (10); HV 3.12–3.87, 3.38.

Female imago (n = 7, except when otherwise stated)

Total length 2.23–3.57, 2.82 mm. Wing length 1.61–2.29, 2.07 mm. Total length/wing length 1.28–1.67, 1.37. Wing length/length of profemur 2.41–2.63, 2.54. Coloration brownish yellow to dark brown with lower to black confluent or separate vittae and dark scutellum.

Head. Flagellomeres length (micrometers): 94–116, 113; 75–90, 85; 64–83, 73; 60–79, 68; 79–116, 101 (8). First flagellomere partly divided in one specimen from South Carolina. AR 0.28–0.32, 0.29 (8). Temporals 9–18, 14 (8); including 2–6, 3 (8) inner verticals; and 7–12, 10 (8) outer verticals. Clypeus with 15–22, 17 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 12A. Tentorium 169–221,

156 μm long; 21–30, 25 μm wide. Stipes 150–188, 174 μm (8) long; 38–68,52 μm wide. Palp segments length (micrometers): 38–53, 46 (8); 56–75, 67 (8); 94–124, 112 (8); 128–176, 153; 221–270, 249 (6). Third palpal segment with 5 ventrolateral and 2 median sensilla clavata at apex. Coronal suture absent except in holotype of *R. extatus* where it is 98 μm long.

Thorax. Antepronotum with 13–21, 16 lateral setae. Dorsocentrals 20–34, 25; acrostichals 10–22, 15 (6); prealars 4–7, 5. Scutellum with 12–18, 16 setae.

Fig. 12. *Rheocricotopus (Psilocricotopus) glabricollis* (Meig.), female imago: A. Cibarial pump, tentorium and stipes; B. Wing; C-E. Genitalia, dorsal (C) and ventral (D) aspect and lobes of gonapophysis VIII (E) (DmL, dorsomesal lobe; VlL, ventrolateral lobe; ApL, apodeme lobe).

Wing (Fig. 12B). VR 1.04–1.09, 1.07. Wing membrane with fine punctation visible at 200×. Anal lobe not projecting. C extension 109–154, 138 μm long. Brachiolum with 1 seta; R with 14–23, 19 setae; R_1 with 8–13, 11; R_{4+5} with 16–27, 21; and C extension with 5–8, 7 nonmarginal setae. Squama with 18–25, 21 setae.

Legs. Spur of front tibia 17–36, 29 μm long; spurs of middle tibia 15–26, 21 μm (4) and 15–19, 17 μm (5) long; of hind tibia 45–64, 59 μm and 15–23, 22 μm (6) long. Width at apex of front tibia 24–60, 51 μm; of middle tibia 45–60, 53 μm; of hind tibia 49–73, 64 μm. Comb with 12–15, 13 setae; shortest seta 26–38, 32 μm long; longest seta 56–68, 62 μm long. Sensilla chaetica 26–49, 36 at 0.09–0.15, 0.11 (5) to 0.85–0.91, 0.87 (5) on ta_1 of middle leg; 26–41, 36 (6) at 0.10–0.15, 0.13 (6) to 0.85–0.91, 0.85 (6) on ta_1 of hind leg. Lengths (micrometers, n = 6–7) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	652–888,813	747– 983,909	553–756,692	274–359,332	208–274,257	151–198,178	76–95,85
p_2	605–832,764	628– 780,779	340–473,422	151–217,188	104–156,136	61– 85,78	47–71,64
p_3	605–822,766	747–1035,952	444–647,576	227–312,281	180–265,231	90–128,113	66–85,78

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.74–0.79,0.76	2.75–2.93,2.85	2.42–2.55,2.48	1.6–2.0,1.8
p_2	0.52–0.55,0.54	4.04–4.32,4.22	3.57–3.81,3.67	1.6–1.9,1.7
p_3	0.59–0.63,0.60	3.13–3.35,3.24	2.86–3.05,2.96	2.0–3.4,2.6

Abdomen. Number of setae on tergites I–VIII as: 33–46, 40 (5); 40–58, 48; 30–50, 42; 30–47, 39; 25–36, 33; 20–34, 28; 19–33, 24; 19–25, 23. Number of setae on sternites I–VIII as: 0; 2–4, 2; 2–8, 5; 4–8, 7; 7–12, 10; 9–17, 12; 12–18, 15; 8–16, 13. No median setae on sternites I–IV.

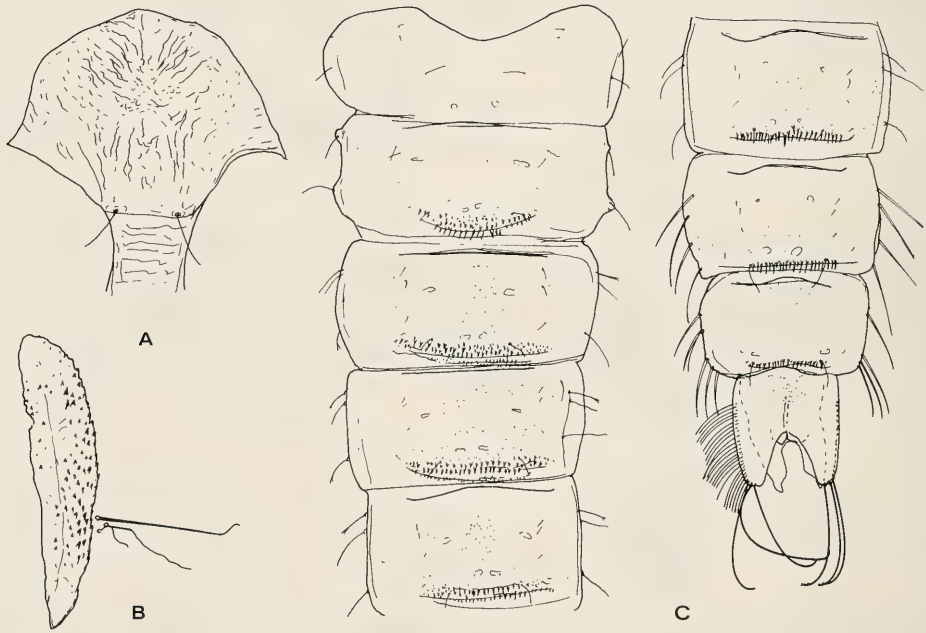


Fig. 13. *Rheocricotopus (Psilocricotopus) glabricollis* (Meig.), pupa: A. Frontal apotome and prefrons; B. Thoracic horn; C. Tergites.

Genitalia (Fig. 12C–E). Gonocoxite with 16–19, 17 setae; including 11–13, 12 stronger and 5–7, 5 weaker setae. Tergite IX undivided; with 8–14, 12 setae. Cercus 69–114, 93 μm long. Seminal capsule excluding weak or not developed neck 68–90, 80 μm long; 49–71, 59 μm (6) wide. Notum 105–135, 124 μm long.

Pupa (n = 2, except when otherwise stated)

Total length 5.48–5.67 mm. Length of thoracic horn/length of anal macroseta 1.03–1.11. Exuvia brown.

Cephalothorax. Frontal setae 23 μm (1) long, on prefrons (Fig. 13A). Median antepronotals 176–188 μm and 113–131 μm long; lateral antepronotal 56–68 μm long. One postorbital observed, 41 μm (1) long. Thoracic horn (Fig. 13B) 401–465 μm (3) long; 86–94 μm (3) wide. Anterior precorneal seta 165–214 μm long, median seta 49–113 μm (3) long, posterior seta 90–158 μm (3) long. Anterior dorsocentral (Dc_1) 113–154 μm long, Dc_2 45–49 μm long, Dc_3 45–68 μm (3) long, Dc_4 75–98 μm long. Distance between Dc_1 and Dc_2 94–143 μm, between Dc_2 and Dc_3 43–45 μm, between Dc_3 and Dc_4 19–26 μm (3).

Abdomen (Fig. 13C). Tergite I (T I) bare, T II with sparse median and lateral shagreen, T III–IV with extensive but sparse, T V–VII with posteriormedian and lateral, and T VIII and IX with anterior shagreen. Shagreen on sternites not observable on specimens. Pedes spurii A on S III–VI, weak on III. Pedes spurii B present on segment II. T II with about 190 (1) caudal hooklets. Number of caudal spines on T III–VIII as: 66–110, 85–119, 66–80, 55–61, 50, 35 (1). Maximal length (micrometers) of caudal spines on T III–VIII as: 19–23, 23–30, 23–26, 34–38, 23–26, 26 (1). Conjunctives III/IV–V/VI with rows of anteriorly directed spinules. L setae on segments I–VIII as: 2, 3, 3, 4, 4, 4, 4, 4–5; all lamelli-

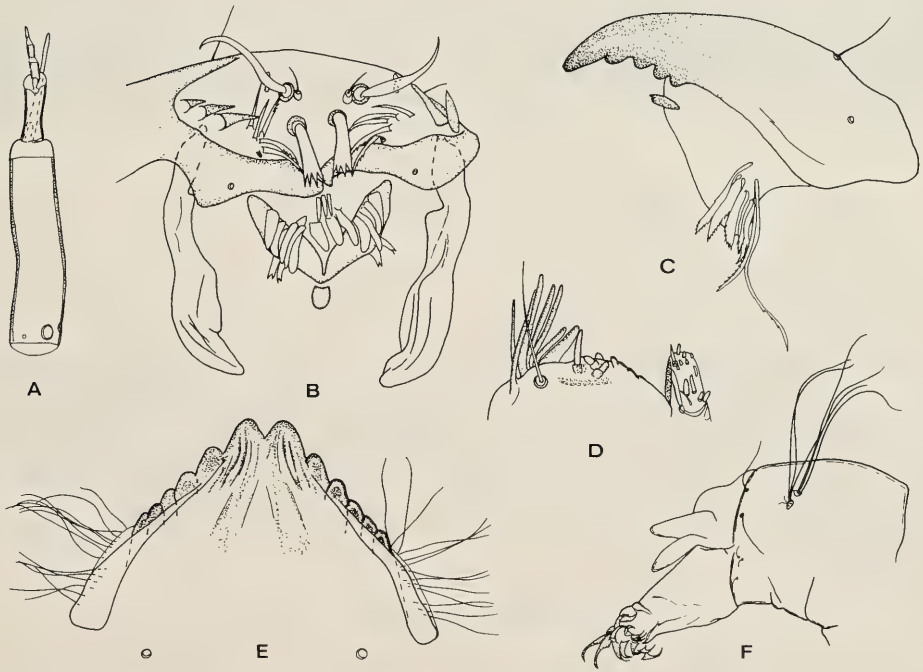


Fig. 14. *Rheocricotopus (Psilocricotopus) glabricollis* (Meig.), larva: A. Antenna; B. Labrum and epipharyngeal area; C. Mandible; D. Maxilla; E. Mentum; F. Posterior end of abdomen.

form on T VII and VIII, some split on T II–V. Anal lobe with 22–25, 24 (4) setae in fringe; anal macrosetae 360–473 μm (3) long. Genital sac of male overreaching anal lobe by 38 μm (1).

Larva (n = 5, except when otherwise stated)

Total length 7.1–9.4, 8.3 mm (4). Head capsule length 662 μm (2).

Head. Antenna as in Fig. 14A. Lengths of antennal segments (micrometers): 96–111, 101; 26–30, 27; 8–11, 9; 7–9, 8; 7–9, 8. AR 1.79–2.00, 1.90. Basal antennal segment 24–26, 24 μm wide; distance from base to ring organ 4–9, 7 μm; to basal mark of seta 4–13, 8 μm; to distal mark of seta 53–68 μm (2); blade 43–49, 46 μm long; accessory blade 19–24, 21 μm long. Lauterborn organ 8–11, 10 μm long. Labrum and epipharyngeal area as in Fig. 14B; with S I split into 6–7, 6 apical teeth; and scales of pecten epipharyngis subequal. Premandible 86–99, 94 μm long. Mandible (Fig. 14C) 173–184, 176 μm long. Maxilla as in Fig. 14D. Mentum (Fig. 14E) with 2 median teeth 18–19, 19 μm wide, without accessory lateral teeth, occasionally slightly lighter than remaining teeth; ventromental plates 17–19, 18 μm wide; with 15–21, 20 setae underneath. Postmentum 198–274, 266 μm long.

Abdomen (Fig. 14F). Procercus 38–45, 43 μm high; 30–34, 32 μm wide; with median and basal spurs; anal setae 548–624, 584 μm long. Supraanal seta 132–180, 157 μm long. Length of supraanal seta/length of anal seta 0.23–0.30, 0.27. Posterior parapods 416–567, 495 μm long. Anal tubules 181–281, 244 μm long; 60–71, 68 μm (4) wide medially.

Remarks

This species is the largest of all species of *Rheocricotopus,* but shows a large variation in size. There are no differences between European and Nearctic specimens, except that the tibial spurs appear slightly longer in European males and the specimens perhaps a bit darker. The larvae according to Gouin (1936 fig. 18, as *R. gouini)* have pale median teeth on the mentum. These, however, are not mentioned in the description. Some of the examined larvae have slightly lighter median teeth. The majority, however, has dark teeth and it is most likely, that the figure by Gouin is incorrect. The S I of the larva has 6–7 apical teeth. However, in some specimens setae anteriores appear to be bifid with each branch split into 3–4 apical teeth. It is never palmate as stated by Roback (1957: 84) and leading Saether (1970: 99) to place the species in *Psectrocladius.*

Rheocricotopus subgen. Rheocricotopus

Syn. *Rheocricotopus fuscipes* group auct.

Type species: *R. effusus* Walk. (see p. 103)

Diagnostic characters: Male gonostylus with rounded and elongated, but sometimes prominent crista dorsalis or crista dorsalis absent; superior volsella prominent, bluntly right-angled or with caudomesal triangular or tooth-like projection. Female tergite IX completely and distinctly divided into two setigerous protrusions except in *R. (R.) tuberculatus* were the division is less distinct. Pupa with median patches of spines or spinules on tergites, without distinct caudal spines on tergites VII and VIII; frontal setae short, but distinct, on frontal apotome. Body setae of larvae relatively short, the longest less than 85 μm long.

tuberculatus group

Superior volsella rounded without caudomesal projection. Humeral pit small. Female tergite IX only weakly divided. Pupa with unhooked macrosetae. Larvae with single median mental tooth and tubercles on head capsule.

Rheocricotopus (Rheocricotopus) tuberculatus Caldwell
(Fig. 15)

Rheocricotopus tuberculatus Caldwell, 1984: 84

Material examined: 3 males reared from pupae, National Fish Hatchery, Chatooga River, Oconee Co., South Carolina, U.S.A., 9/3/78, P. L. Hudson; 3 pupal exuvia as above except: 15/2/76; 1 male reared from pupa, 1 male, as above except: East Fork, Chatooga River, 9/3/78 and 28/3/82; 1 mature male pupa, 1 female reared from pupa, 1 pupa reared from larva, 1 larva, Spring B, Issaqueena Forest, Clemson Univ., Pickens Co., South Carolina, 6/3–27/4/82, P. L. Hudson; 1 male reared from larva, 1 male, 1 mature male pupa reared from larva, spring, Booker Springs Road, Pickens Co., South Carolina, 1/3–7/4/82, P. L. Hudson (BAC, BMNH, CNC, USNM, ZMBN, ZSM).

Description

The specimens from South Carolina differ slightly from those described by Caldwell (1984: 84) from Georgia and the description by Caldwell can be supplemented in some details:

Male imago (n = 7, except when otherwise stated)

Ultimate flagellomere 265–368, 324 μm long. AR 0.66–0.95, 0.78. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 15A. Tentorium 120–165, 148 μm long; 26–36, 29 μm wide. Stipes 101–158, 130 μm long; 30–45, 35 μm wide. Third palpal segment with 1 lanceolate sensillum clavatum. Costal extension 15–30 μm (3) long. Hind leg with 1–2, 1 (4) sensilla chaetica at 0.16–0.30 (3) on ta_1 of hind leg. Hypopygium as in Fig. 15C. Anal point 15–45, 33 μm (9) long; with 4–8 setae; laterosternite IX with 3–4, 4 (9) setae.

Female imago (n = 1)

AR 0.45. Tentorium 128 μm long, 11 μm wide. Coronal suture absent. Costal extension 45 μm long. R with 10 setae, R_1 with 7, R_{4+5} with 22 and C extension with 3 nonmarginal setae. Squama with 7 setae. Sensilla chaetica 2 at 0.22–0.43 of ta_1 of mid leg, 6 at 0.21–0.44 on ta_1 of hind leg. Sternite VIII with 12 setae. Gonocoxite IX with 4 strong and 7 weak setae. Tergite IX with 8 setae. Labia with distinct microtrichia.

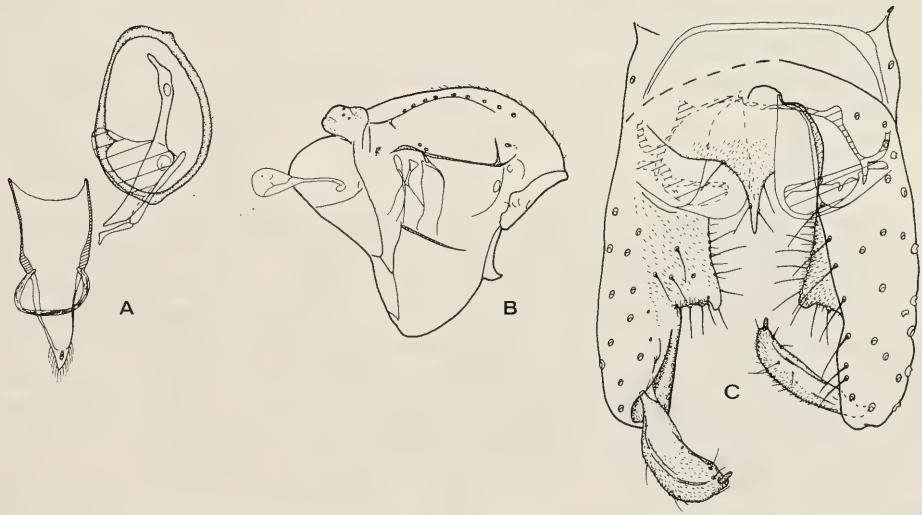


Fig. 15. *Rheocricotopus (Rheocricotopus) tuberculatus* Caldw., male imago: A. Cibarial pump, tentorium and stipes; B. Thorax; C. Hypopygium.

Pupa (n = 9–10, except when otherwise stated)

Pupa with thoracic horn (CALDWELL 1984 fig. 11) 233–274, 258 µm long; 34–56, 51 µm wide. Distance between anterior dorsocentral (Dc_1) and Dc_2 41–90, 63 µm, between Dc_2 and Dc_3 15–41, 28 µm; between Dc_3 and Dc_4 45–86, 71 µm. Tergite II with about 70–140, 100 caudal hooklets. Number of caudal spines on T III–VI approximately as: 45–90, 70; 55–90, 75; 55–105, 80; 30–70, 45. Maximal length of spines (micrometers) as: 19–23, 20; 19–26, 22; 19–30, 25; 23–36, 30. Number of spines in spine patches on T IV–VI as: 0–20, 7; 10–30, 19; 20–44, 35. Maximal length (micrometers) of spines as: 21–34, 25 (6); 15–38, 27; 23–38, 31. Anal lobe with 15–22, 19 setae in fringe, anal macrosetae 169–251, 212 µm long, without the normally hooked apex. Genital sac of male overrreaching anal lobe by 53–109, 75 µm (4); with a 15–44, 28 µm (4) long apical papilla.

Remarks

The male of *R. tuberculatus* is quite similar to that of *R. eminellobus*. The female is unique among known females of *Rheocricotopus* in possessing microtrichia on the labia and in having less distinctly divided tergite IX. The pupa, however, differs distinctly from all other described pupae of the genus by its strong spines in the spine patches, the weak shagreen and the un-hooked anal macrosetae. Also the larva (CALDWELL 1984) with its distinctive ventral tubercles on the larval head capsules, its single median tooth and very large ventromental plates differs from all other members of the genus.

fuscipes group

Superior volsella bluntly right-angled, without caudomesal projection. Humeral pit small. Tergite IX of female well divided.

Rheocricotopus (Rheocricotopus) fuscipes (Kieff.)

Cricotopus fuscipes Kieffer, 1909: 45
Cricotopus sordicola Kieffer, 1912: 87
Cricotopus sordiicola var. *fuscithorax* Kieffer, 1913: 32
Cricotopus sordiicola var. *discolor* Kieffer, 1913: 33
Cricotopus dispar Goetghebuer, 1913: 151
Trichocladius sylvaticus Goetghebuer, 1937: 274

Material examined: 1 male, River Fulda, Hessen, West Germany, 13/4/67, J. Lehmann: (ZMBN).

Description

Male imago (n = 1)

The redescriptions given by ALBU (1968: 462) and LEHMANN (1969: 355, as *R. dispar)* can be supplemented in some details: Ultimate flagellomere 614 µm long. Temporal setae 5, including 1 inner and 4 outer verticals. Clypeus with 10 setae. Tentorium 165 µm long, 38 µm wide at sieve pore. Stipes 154 µm long. Palp segments length (micrometers): 38, 68, 135, 120, 214. Third palpal segment with 1 sensillum clavatum. Antepronotum with 4 lateral setae. Dorsocentrals 4, prealars 3. Scutellum with 8 setae. VR 1.15. Wing membrane with fine punctation of microtrichia visible at 250 x. C extension 41 µm long. R with 4 setae. Squama with 7 setae. LR_1 0.73, LR_2 0.53, LR_3 0.59. Sensilla chaetica 2 at 0.20–0.31 on ta_1 of middle leg, none on hind leg. Hypopygium as in ALBU (1968 fig. 8), LEHMANN (1969 fig. 4) and PINDER (1978 fig. 38D, 117B), all as *R. dispar*. Anal point with 5 setae.

Pupa

The pupa is redescribed by LEHMANN (1969: 356) and LANGTON (1984: 96, fig. 31b).

Larva

The larva is redescribed by CRANSTON (1979: 305, 1982: 130).

Rheocricotopus (Rheocricotopus) amplicristatus spec. nov.
(Fig. 16)

Type locality: U.S.A., South Carolina, Aiken Co., Upper Three Runs Creek.

Type material: Holotype, male, Upper Three Runs Creek, Savannah River Plant SRP 8–1, Aiken Co., South Carolina, U.S.A., 11/3/77, leg. P. L. Hudson, in coll. Mus. Zool. Univ. of Bergen (ZMBN No. 97). Paratypes, 5 males, 26/2/77, 11/3/77, 13/4/80 and 24/4/80, otherwise as for holotype (BMNH, CNC, USNM, ZMBN).

Diagnostic characters: See key on p. 69.

Etymology: From Latin, *ampli,* larger, and *cristatus,* crested, referring to the prominent crista dorsalis.

Description

Male imago (n = 6, except when otherwise stated)

Total length 2.27–2.62, 2.43 mm. Wing length 1.21–1.52, 1.35 mm. Total length/wing length 1.73–1.87, 1.80. Wing length/length of profemur 2.75–2.92, 2.83. Coloration pale brown with confluent dark brown vittae and thoracic markings, scutellum with pale central area.

Head. AR 1.00–1.14, 1.06. Ultimate flagellomere 375–424, 389 μm long. Temporal setae 3–5, 4; including 1–2, 1 inner and 2–4, 3 outer verticals. Clypeus with 6–11, 9 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 16A. Tentorium 131–148, 139 μm (5) long; 23–30, 27 μm (5) wide at sieve pore.

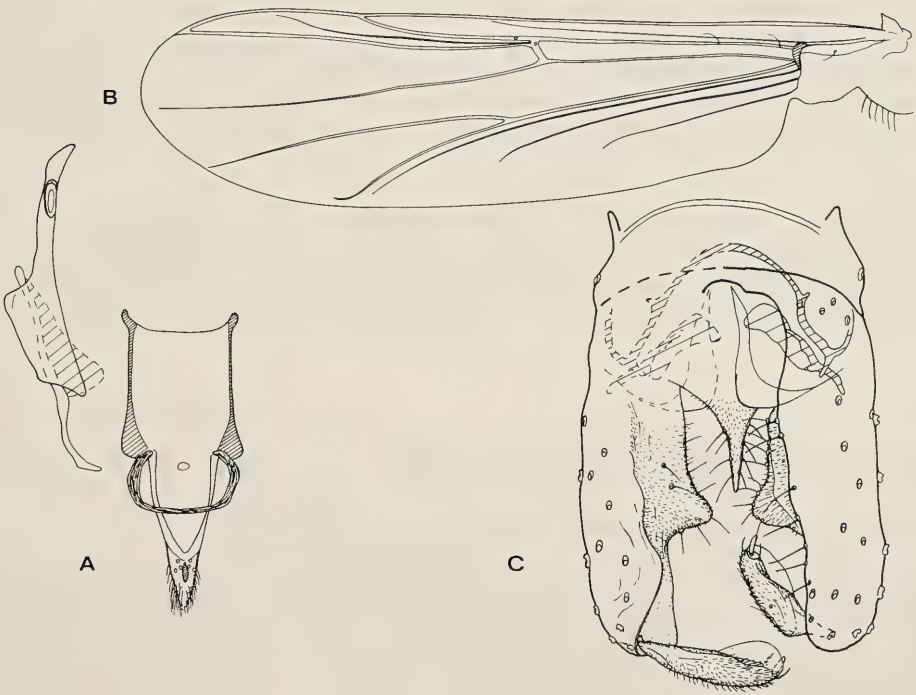


Fig. 16. *Rheocricotopus (Rheocricotopus) amplicristatus* spec. nov., male imago: A. Cibarial pump, tentorium and stipes; B. Wing; C. Hypopygium.

Stipes 109–120, 114 μm (5) long; 28–34, 32 μm (5) wide. Palp segments length (micrometers): 23–32, 27; 34–41, 38; 68–79, 73; 75–98, 89; 128–154, 136. Third palpal segment with 1 lanceolate sensillum clavatum at apex.

Thorax. Antepronotum with 4 (4) lateral setae. Humeral pit consisting of small fused pits. Dorsocentrals 4–6, 5; acrostichals 2–5, 3 (5) when only 2 high up on scutum; prealars 2 (5). Scutellum with 4–6, 5 setae.

Wing (Fig. 16B). VR 1.11–1.18, 1.14. Wing membrane with fine punctation of microtrichia visible at 200×. Anal lobe slightly projecting. Costal extension 0–19, 6 μm long. Cu_1 slightly sinuate. R with 1–5, 2 setae. Squama with 6–9, 7 setae.

Legs. Spur of front tibia 41–45, 42 μm long; spurs of middle tibia 19–23, 21 μm and 15–21, 17 μm long, of hind tibia 38–45, 41 μm and 11–19, 16 μm long. Width at apex of front tibia 28–32, 30 μm; of middle tibia 28–34, 31 μm; of hind tibia 32–39, 35 μm. Comb with 9–12, 10 setae; shortest seta 19–26, 22 μm long; longest seta 34–45, 41 μm long. Sensilla chaetica not observed on middle leg, 1–3 at 0.18–0.22, 0.20 (5) to 0.24–0.32 (3) on ta_1 of hind leg. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	444–520,476	491–600,541	359–416,382	260–293,270	184–198,191	113–123,120	61–77,66
p_2	444–501,462	463–539,485	236–284,253	132–161,142	95–103,102	61– 66,64	52–57,55
p_3	449–548,488	558–662,595	312–383,344	180–217,195	132–165,150	71– 80,77	52–61,58

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.69–0.73,0.71	2.08–2.29,2.16	2.59–2.70,2.65	2.8–3.1,3.0 (5)
p_2	0.50–0.53,0.52	3.16–3.44,3.29	3.65–3.92,3.73	4.0–5.8,4.6
p_3	0.56–0.59,0.58	2.94–3.04,2.98	3.04–3.33,3.17	4.7–6.9,6.3

Hypopygium (Fig. 16C). Anal point 19–38, 29 μm long, with 6–8, 7 setae; laterosternite IX with 3–4, 4 setae. Phallapodeme 56–68, 63 μm long; transverse sternapodeme 68–79, 72 μm long. Gonocoxite 169–188, 174 μm long; with large, bluntly right-angled superior volsella and simple inferior volsella. Gonostylus 68–75, 71 μm long; crista dorsalis conspicuous when in correct position, half as long as gonostylus, rounded; megaseta 8–13, 10 μm long. HR 2.43–2.56, 2.50; HV 3.34–3.49, 3.42.

Remarks

R. amplicristatus is quite similar to *R. fuscipes,* which also has a relatively prominent, elongate, but low crista dorsalis, although this is not illustrated by Lehmann (1969 fig. 4). It differs in having a more tapering gonostylus, costa usually not extended, apparently fewer acrostichals, and sensilla chaetica on hind leg and not on middle leg.

Rheocricotopus (Rheocricotopus) eminellobus Saeth.
(Fig. 17)

Rheocricotopus eminellobus Saether, 1969: 85; 1971 figs. 6A, 8F; 1977 figs. 43A–C

The species was described from Alberta, but has since been reported from North and South Carolina (Webb & Brigham 1982: 11.53, 11.65). Eight specimens confirm the presence in southeastern U.S.A. and extend the distribution to Tennessee: 1 male, spring, 12 miles southeast of Gatlinburg on Rt. 441, Sevier Co., Tennessee, 4/5/78, P. L. Hudson; 1 pupal exuvia, West Prong, Pigeon River, Gatlinburg, Sevier Co., Tennessee, 3/5/79, P. L. Hudson; 1 male, Jocassee Reservoir, Oconee Co., Salem, South Carolina, 18/10/75, P. L. Hudson; 2 males reared from larvae, 2 females reared from larvae, 1 female reared from pupa, 1 larva, spring B, Issaqueena Forest, Clemson Univ., Pickens Co., South Carolina, 16/4/82, P. L. Hudson; 1 male, seep-small stream, Issaqueena Forest, Clemson Univ., Pickens Co., South Carolina, 26/4/81, P. L. Hudson (BAC, BMNH, USNM, ZMBN).

These males have an AR of 0.76–0.96, 0.86 (5); 6–11, 9 setae on the anal point (SAETHER, 1969 fig. 43); 3 sensilla clavata at apex of third palpal segment, and 0–1 sensillum chaeticum at 0.32 of ta_1 of middle leg and none on hind leg.

Four females including two female paratypes have 2–5 sensilla chaetica at 0.10–0.21 to 0.33–0.46 of ta_1 of middle leg, and 2–3 sensilla chaetica at 0.22–0.26 to 0.33–0.55 of ta_1 of hind leg.

The pupae conform to the description given by SAETHER (1969: 87) except that the shagreen is less extensive although some spinules still are distinct medially on tergites VII and VIII, the caudal spines on tergite VII are well developed and the caudal spines indicated by spinules on tergite VIII also as in *R. (R.) pauciseta.*

Five pupae from Issaqueena Forest have a total length of 2.50–2.79, 2.63 mm. The distance between anterior dorsocentral (Dc_1) and second dorsocentral (Dc_2) is 60–101, 80 μm; between Dc_2 and Dc_3 41–64, 53 μm; between Dc_3 and Dc_4 2–26, 17 μm. Number of spines in spine patches on T IV–VI are as: 22–30, 26; 33–50, 42; 39–66, 48. The spines are 11–15, 13 μm long on T IV; 15–23, 17 μm long on T V and VI.

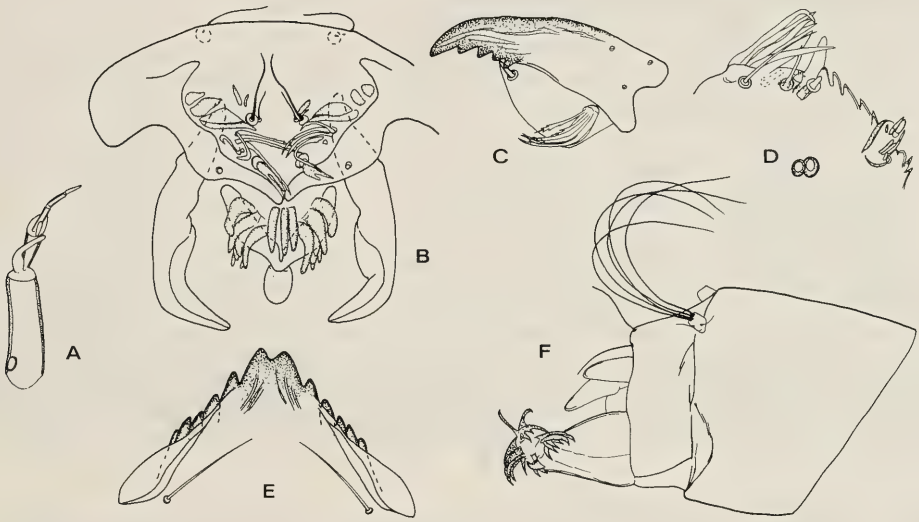


Fig. 17. *Rheocricotopus (Rheocricotopus) eminellobus* Saeth., larva: A. Antenna; B. Labrum and epipharyngeal area; C. Mandible; D. Maxilla; E. Mentum; F. Posterior end of abdomen.

Larva (n = 6, except when otherwise stated)

Total length approximately 3.2–4.0 mm (3). Head capsule length 359–421, 394 μm.

Head. Antenna as in Fig. 17A. Lengths of antennal segments (micrometers): 57–62, 60; 17–19, 19; 12–14, 13; 8–9, 9; 9. AR 1.16–1.24, 1.19. Basal antennal segment 15–19, 17 μm wide; distance from base to ring organ 2–9, 6 μm; to basal mark of seta 12–17, 16 μm; to second mark 26–40 μm (2); blade 26–38 μm (2) long. Lauterborn organs 9–11, 10 μm long. Labrum and epipharyngeal area as in Fig. 17B. Premandible 60–66, 63 μm long. Mandible (Fig. 17C) 113–129, 122 μm long. Maxilla as in Fig. 17D. Mentum (Fig. 17E) with combined width of median teeth 38–45, 41 μm wide; median teeth without accessory teeth; ventromental plates 15–26, 19 μm wide; with 12–13, 12 setae underneath.

Abdomen (Fig. 17F). Procercus 26–30, 28 μm high; 17–21, 19 μm wide; with longest anal seta 338–413, 391 μm long. Supraanal seta 71–75 μm (2) long. Anal tubules 68–75 μm (2) long, 26 μm (2) wide at base. Posterior parapods 131 μm (1) long.

Remarks

The specimens from South Carolina in many respects obscure the difference between *R. (R.) eminellobus* and *R. (R.) pauciseta.* The male gonostylus may approach that of *R. (R.) pauciseta* when seen in a different aspect and the inferior volsella shows tendencies to division. However, the superior volsellae easily separate the two species. The pupae are very similar and the differences in shagreen may not hold up on a larger material. The larvae also are similar, but *R. (R.) pauciseta* has an accessory lateral tooth on each median tooth.

effusus group

Superior volsella with triangular to tooth-like caudomesal projection. Humeral pit often large and ellipsoid, occasionally small.

Rheocricotopus (Rheocricotopus) pauciseta Saeth.

Rheocricotopus pauciseta Saether, 1969: 89; 1971 figs. 6C, 8D

The male imago has 2 sensilla chaetica at 0.13–0.28 of ta_1 of middle leg, none on hind leg. Otherwise see descriptions by SAETHER (loc. cit.)

Rheocricotopus (Rheocricotopus) effusoides spec. nov.
(Figs. 18–21)

Rheocricotopus effusus Saether, 1973: 58; 1977: 97, nec Walker 1856
Rheocricotopus spec. near effusus (Walker); CRANSTON, OLIVER & SAETHER 1983 fig. 9.66 A–D, F–G

Type locality: U.S.A., South Dakota, Yankton, Gavin's Point National Fish Hatchery, Eds Creek.

Type material: Holotype, male, with pupal and larval exuvia, Ed's Creek, Gavin's Point National Fish Hatchery, Yankton, South Dakota, U.S.A., 11/10/71, P. L. Hudson, (as *R. effusus* in SAETHER 1973: 58), in coll. Mus. Zool. Univ. of Bergen (ZMBN) No. 98. Paratypes: Male with pupal exuvia, mature female pupa, 2 males, 2 females, as holotype; 2 females with pupal and larval exuvia, Marne Creek, Yankton, South Dakota, U.S.A., 12/3/72, P. L. Hudson (CNC, ZMBN).

Diagnostic characters: See key on p. 69.

Etymology: From Latin, *effusus,* pour out, spread out, shed, and the epithet of the most closely related species, and New Latin – *oides,* denoting likeness of form.

Description

Male imago (n = 4)

Total length 2.83–3.12, 3.21 mm. Wing length 1.58–1.80, 1.71 mm. Total length/wing length 1.66–1.79, 1.73. Wing length/length of profemur 2.56–2.58, 2.57. Coloration yellowish brown with blackish brown confluent vittae and thoracic markings, scutellum brown.

Head. AR 1.39–1.61, 1.53. Ultimate flagellomere 473–548, 513 μm long. Temporal setae 2–4, 3; 0–1, 0 inner verticals; 2–4, 3 outer verticals. Clypeus with 9–10, 9 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 18A. Tentorium 150–169, 159 μm long, 36–38, 27 μm wide. Stipes 146–158, 151 μm long; 45–51, 48 μm wide. Palp segments length (micrometers): 34–41, 39; 56–71, 63; 94–113, 102; 94–116, 104; 139–173, 157. Third palpal segment with 1 lanceolate sensillum clavatum.

Thorax (Fig. 18B). Antepronotum with 4–8, 5 lateral setae. Humeral pit very large, ellipsoid usually with smaller, separate ellipsoid pit below. Dorsocentrals 12–16, 14; acrostichals 14–21, 18; prealars 3–6, 4. Scutellum with 8 setae.

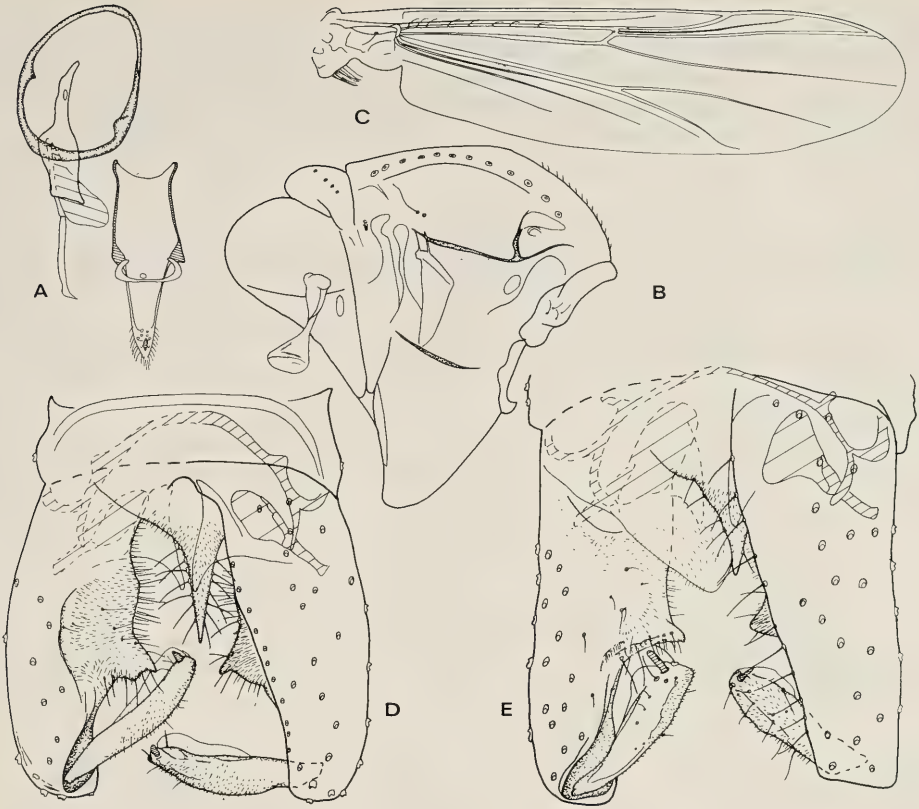


Fig. 18. *Rheocricotopus (Rheocricotopus)* spp., male imago: A-D. *R. (R.) effusoides* spec. nov.; A. Cibarial pump, tentorium and stipes; B. Thorax; C. Wing; D. Hypopygium of male from South Dakota; E. Hypopygium of *R. (R.) effusus* (Walk.) (holotype of *R. (R.) striatus* [Mall.]).

Wing (Fig. 18C). VR 1.05–1.10, 1.07. Wing membrane with fine punctation of microtrichia visible at 150×. Anal lobe slightly protruding. C extension 23–41, 36 μm long. R with 6–8, 7 setae. Squama with 10–13, 11 setae.

Legs. Spur of front tibia 45–53, 49 μm long; spurs of middle tibia 19–24, 23 μm and 19–23, 21 μm long; of hind tibia 45–53, 49 μm and 15–23, 20 μm long. Width at apex of front tibia 41–45, 43 μm; of middle tibia 41–45, 43 μm; of hind tibia 45–49, 48 μm. Sensilla chaetica 2 (2) at 0.21–0.22 (2) to 0.32–0.43 (2) of ta_1 of middle leg; 0–2 (2) at 0.18–0.43 (1) of hind leg. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	614–699,664	690–841,761	444–558,499	255–312,285	161–217,193	123–142,130	71–80,75
p_2	643–718	614–718	293–331	161–189	104–113	76	61–71,66
p_3	652–718	728–898	369–463	208–246	142–198	99–104	76–80,77

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.64–0.67,0.65	2.67–2.91,2.82	2.76–2.98,2.85	2.0–2.3,2.2
p_2	0.46–0.49,0.47	3.68–3.91,3.81	4.14–4.29,4.21	2.1–2.6,2.5
p_3	0.51–0.55,0.53	3.07–3.33,3.25	3.36–3.74,3.50	2.9–3.6,3.2

Hypopygium (Fig. 18D). Anal point 75–98, 86 μm long; with 15–20, 17 setae; laterosternite IX with 5–8, 6 setae. Phallapodeme 75–98, 86 μm long, transverse sternapodeme 83–109, 100 μm long. Gonocoxite 191–221, 263 μm long; with well developed tooth-like caudomesal projection on superior volsella; inferior volsella simple, with a slightly hooked apex. Gonostylus 99–107, 103 μm long; crista dorsalis low but relatively well developed, megaseta 8–13, 10 μm long. HR 1.92–2.07, 1.97; HV 2.80–2.97, 2.88.

Female imago (n = 5, except when otherwise stated)

Total length 2.84–3.40, 3.09 mm. Wing length 1.74–2.16, 2.00 mm (4). Total length/wing length 1.49–1.63, 1.56 (4). Wing length/length of profemur 2.83–2.92, 2.86 (4). Coloration pale yellow with brown separate vittae and thoracic markings, scutellum brownish yellow in central area.

Head. Flagellomere lengths (micrometers): 83–116, 99; 49–68, 61; 45–71, 62; 46–68, 61; 83–137, 108. AR 0.33–0.45, 0.39. Temporals 3–8, 5; all outer verticals. Clypeus with 10–16, 14 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 19A. Tentorium 150–188, 173 μm long; 23–41, 29 μm wide. Stipes 124–161, 148 μm long; 44–56, 50 μm wide. Apparent ocelli observed in 2 specimens, 23–32 μm apart. Palp segments length (micrometers): 41–51, 44; 49–71, 64; 68–109, 93; 86–124, 109; 131–184, 164. Third palpal segment with 5–7 (3) sensilla clavata at apex. Coronal suture complete or nearly complete.

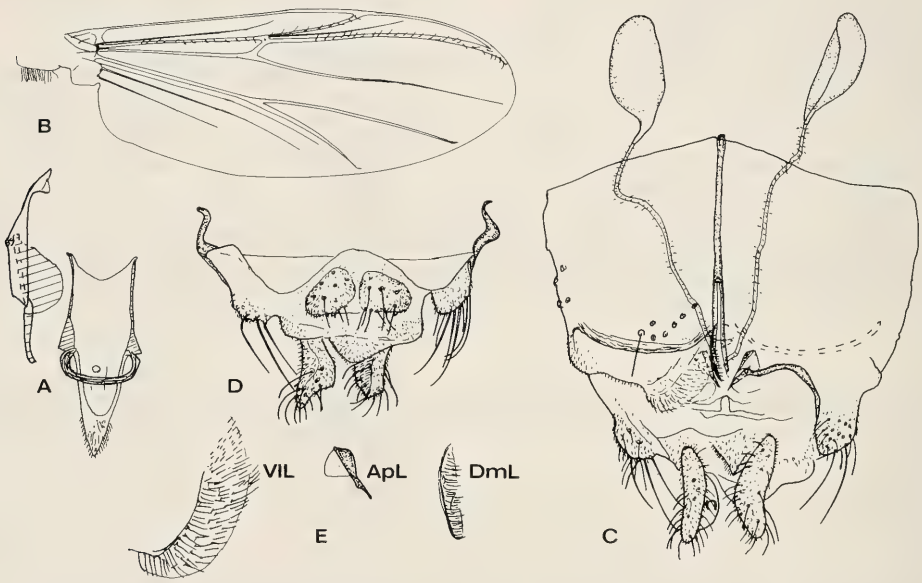


Fig. 19. *Rheocricotopus (Rheocricotopus) effusoides* spec. nov., female imago: A. Cibarial pump, tentorium and stipes; B. Wing; C-E. Genitalia, dorsal (C) and ventral (D) aspect and lobes of gonapophysis VIII (E) (DmL, dorsomesal lobe; VlL, ventrolateral lobe; ApL, apodeme lobe).

Thorax. Antepronotum with 5–8, 7 lateral setae. Humeral pit as in male. Dorsocentrals 12–17, 15; acrostichals 21–22, 21; prealars 4–5,4. Scutellum with 12–18, 14(4) setae.

Wing (Fig. 19B). VR 1.04–1.13, 1.08(4). C extension 75–99 μm (3) long. Brachiolum with 1 seta; R with 12–20, 17(4) setae; R_1 with 4–9, 7 (4); R_{4+5} with 15–27, 21 (4); extended part of costa with 2–5, 3 (4) non-marginal setae. Squama with 14–22, 16 setae.

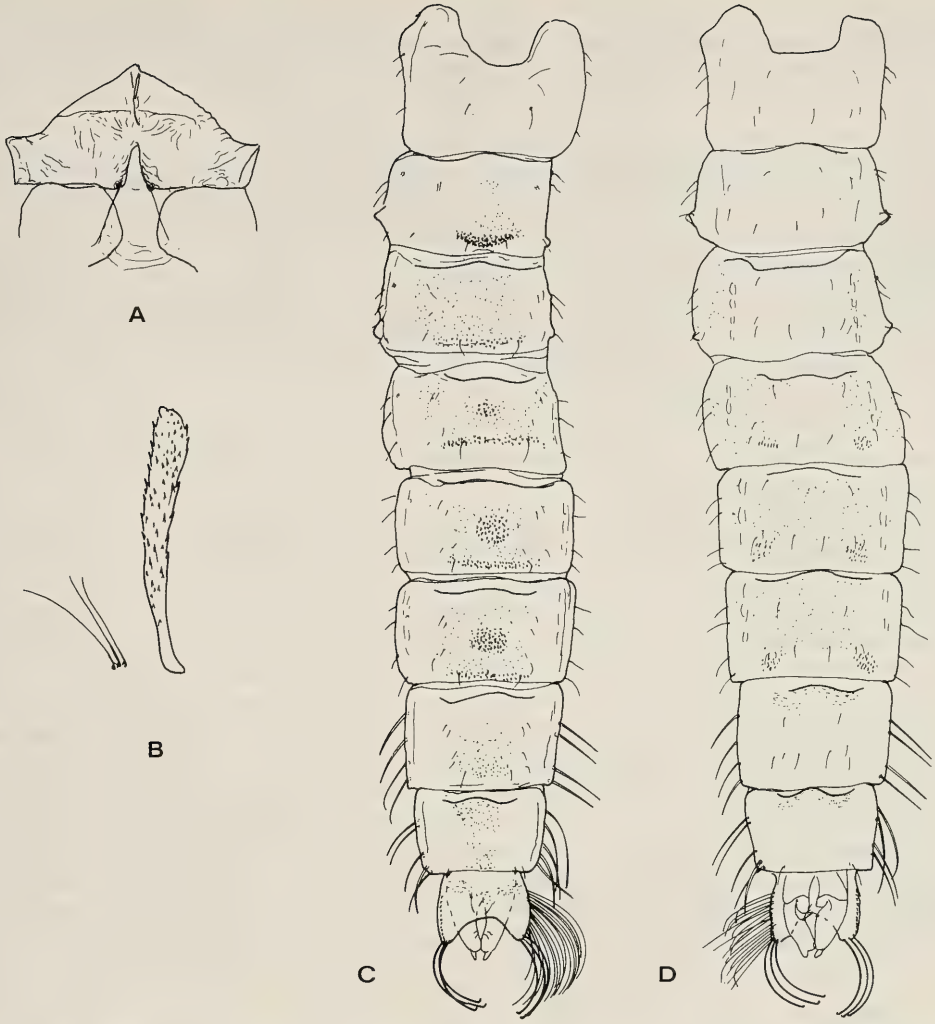


Fig. 20. *Rheocricotopus (Rheocricotopus) effusoides* spec. nov., pupa: A. Frontal apotome; B. Thoracic horn; C. Tergites; D. Sternites.

Legs (n = 4). Spur of front tibia 34–53, 42 µm long; spurs of middle tibia 23–26, 24 µm and 19–23, 22 µm long; of hind tibia 38–60, 52 µm and 19–23, 22 µm long. Width at apex of front tibia 45–56, 51 µm, of middle tibia 47–58, 52 µm; of hind tibia 58–68, 63 µm. Comb of 13–14, 14 setae; shortest seta 23–30, 27 µm long; longest seta 45–53, 49 µm long. Sensilla chaetica 5–8 at 0.15–0.28, 0.22 to 0.62–0.81, 0.73 on ta_1 of middle leg; 6 at 0.17–0.23, 0.20 to 0.64–0.85, 0.72 on ta_1 of hind leg. Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	614–737,692	737– 874,817	454–529,495	246–302,277	170–198,183	109–123,119	76–80,78
p_2	671–784,732	709– 836,784	302–350,329	161–198,183	132–151,142	80– 95,86	66–76,71
p_3	690–794,749	813–1016,925	416–520,473	227–279,254	180–236,206	95–113,103	76–90,82

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.60–0.62,0.61	3.01–3.14,3.06	2.98–3.11,3.04	1.5–1.9,1.7
p_2	0.41–0.43,0.42	3.78–3.94,3.38	4.56–4.70,4.60	1.4–1.8,1.6
p_3	0.50–0.52,0.51	3.24–3.43,3.32	3.48–3.61,3.55	1.8–2.7,2.2

Abdomen. Number of setae on tergites I–VIII as: 20–39, 29 (4); 30–54, 40; 23–44, 32; 20–43, 31; 23–48, 32; 28–44, 32; 17–30, 24; 21–43, 34. Number of setae on sternites I–VIII as: 0; 0–4, 2; 4–8, 5; 4–14, 8; 9–20, 14; 11–26, 16; 12–20, 17; 12–29, 20. No median setae on sternites I–IV or (in one specimen) on I–III.

Genitalia (Fig. 19C–E; Saether 1977 fig. 43A–C). Gonocoxite with 20–30, 24 setae; including 12–18, 14 strong and 8–15, 10 weak setae. Tergite IX strongly divided, with 17–32, 26 setae. Cercus 94–126, 109 µm long. Seminal capsule 108–131, 117 µm long including 19–26, 21 µm long neck; 60–83, 71 µm wide. Notum 128–154, 140 µm long.

Pupa (n = 5, except when otherwise stated)

Total length 3.78–4.54, 4.10 mm. Length of thoracic horn/length of anal macrosetae 0.83–1.31, 1.07. Exuvia pale yellowish brown.

Cephalothorax. Frontal seta 56–101, 88 µm (4) long; on frontal apotome (Fig. 20A). Vertical 49 µm (1) long; postorbitals 49–56 µm (2) and 30 µm (1) long. Median antepronotals 101–131, 119 µm and 124–165 µm (3) long; lateral antepronotal 56–60, 56 µm (4) long. Thoracic horn (Fig. 20B) 300–424, 348 µm long; 49–86, 64 µm wide. Anterior precorneal seta 146–169, 156 µm long; median seta 94–150, 124 µm long; posterior seta 71–98, 86 µm long. Anterior dorsocentral (Dc_1) 56–98,71 µm long; Dc_2 53–71, 60 µm long; D_3 38–86, 59 µm long; Dc_4 56–94, 78 µm long. Distance between Dc_1 and Dc_2 90–120, 101 µm, between Dc_2 and Dc_3 17–26, 22 µm; between Dc_3 and Dc_4 17–36, 23 µm.

Abdomen (Fig. 20C, D). Shagreen absent on tergite I (TI), weak median on T II, stronger and covering most of segment on T III, relatively strong and medially on T IV–VIII, anterior on T IX. Sternites I (SI) and IX bare; shagreen on S II–III anteriomedian and laterally; on S IV–VI relatively strong except medioposteriorly; on S VII and S VIII anterior group shagreen. Pedes spurii A present on S IV–VI. Pedes spurii B well developed on segment II and present also on segment III. About 120–200, 167 caudal hooklets on T II. Conjunctives III/IV and IV/V with anteriorly directed spinules. Number of spinules in median patches on T IV–VI as: 6–43, 29; 36–79, 56; 35–74, 58. Maximal lengths (micrometers) of spines as: 8–11, 10; 11–19, 15; 13–19, 16. L setae on segments I–VIII as: 3, 3, 3, 3, 4, 4, 4, 5;

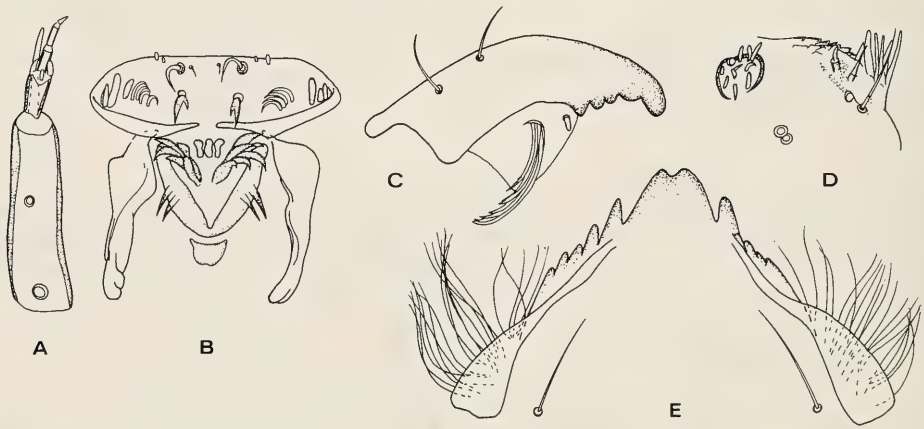


Fig. 21. *Rheocricotopus (Rheocricotopus) effusoides* spec. nov., larva: A. Antenna; B. Labrum and epipharyngeal area; C. Mandible; D. Maxilla; E. Mentum.

all lamelliform on segments VII and VIII. Anal lobe with 18–27, 22 setae in fringe; anal macrosetae 293–338, 319 μm long. Genital sac of male overreaching anal lobe by 56 μm (1), with a 26 μm (2) long apical tubercle; of female ending 105–131 μm (2) short of apex of anal lobe.

Larva (n = 3, except when otherwise stated)

Total length approximately 5.2 mm (2). Head capsule length 424–514 μm.

Head. Antenna as in Fig. 21A. Lengths of antennal segments (micrometers): 72–85, 17–19, 9–12, 7–8, 6–7. AR 1.79–2.06. Basal antennal segment 19–21 μm wide; distance from base to ring organ 12–15 μm, to basal mark of seta 12–15 μm, to second mark 43–55 μm; blade 28–30 μm (2) long. Lauterborn organs 8–9 μm long; apical style of second segment 5–8 μm long. Labrum and epipharyngeal area as in Fig. 21B. Premandible 83–90 μm long. Mandible (Fig. 21C) 145 μm (1) long. Maxilla as in Fig. 21D. Mentum (Fig. 21E) with combined width of median teeth 28–37 μm; ventromental plates 19–26 μm wide, with 32–33 setae underneath. Postmentum 233–259 μm long.

Abdomen. Procercus 41–45 μm (2) high, 36–38 μm (2) wide, with longest anal seta 549–567 μm (2) long. Longest body setae about 75 μm (1) long.

Remarks

R. effusoides, although very similar to *R. effusus,* differs in most measurements of all stages from that species although the differences are not strong.

Rheocricotopus (Rheocricotopus) effusus (Walk.)
(Figs. 18, 22)

Chironomus effusus Walker, 1856: 180
Orthocladius (Trichocladius) striatus Malloch, 1915: 517, syn. nov.
Cricotopus rivicola Kieffer, 1921: 804
Orthocladius (Dactylocladius) dorieri Goetghebuer, in Goetghebuer & Dorier 1931: 65
Trichocladius holosericeus Goetghebuer, in Gouin 1936: 167
Trichocladius brunensis Goetghebuer, 1937: 275

Material examined: Holotype male, marked co-type, no further data, F. Walker (BMNH). *R. striatus* (Malloch), male, 2 slides nos. 3061, Creek Valley, Dubois, Illinois, U.S.A., 24/4/14, J. R. Malloch (NHSC); 5 males reared from larvae, 2 females reared from larvae, unnamed tributary of W. Fork of Rocky River, Iredell Co., North Carolina, U.S.A., 14/4/79, T. J. Wilda; 2 males reared from larvae, Spring B, Issaqueena Forest, Clemson Univ., Pikkens Co., South Carolina, U.S.A., 16/4/82, P. L. Hudson; 1 male, paralectotype (misidentified) of *Chironomus glabricollis* Meigen (see p. 86); 1 male, River Fulda, Hessen, West Germany, 29/4/67, J. Lehmann; 3 males, 8 females, Malaise trap, Blesbekken, 1350 m. a. s. l., Kongsvoll, Oppdal, Sor-Trondelag, Norway, 9–28/8/82, leg. J. O. Solem (ZMBN, MNHN, RNSSL).

Description

Male imago (n = 10, except when otherwise stated)

The redescriptions given by Albu (1968: 462) and Lehmann (1969: 356) can be supplemented in some details:

Wing length 1.25–2.17, 1.58 mm. Wing length/length of profemur 2.59–2.82, 2.67. Ultimate flagellomere 397–548, 464 μm long. AR 0.99–1.33, 1.20. Temporal setae 3–7, 4; including 1–3,2 inner verticals and 1–4, 2 outer verticals. Tentorium 131–176, 155 μm long; 30–38, 32 μm wide. Stipes 120–173, 142 μm long; 30–53, 40 μm (9) wide. Palp segments length (micrometers): 34–41, 34; 56–75, 65; 86–139, 104; 94–137, 109; 139–231, 169. Antepronotum with 4–6, 5 lateral setae. Dorsocentrals 9–16, 13; prealars 2–5, 3. Scutellum with 7–12, 9 setae. VR 1.05–1.11, 1.09. Wing membrane with fine punctation of microtrichia visible at 125 x. Costal extension 26–53,35 μm long. R with 2–13,6 setae. Squama with 4–11,7 setae. LR_1 0.70–0.74, 0.72; LR_2 0.51–0.55, 0.53; LR_3 0.57–0.61, 0.59. Sensilla chaetica not

observed. Hypopygium as in ALBU (1968 fig. 9), LEHMANN (1969 fig. 5), PINDER (1978 figs. 38E, 117C) and Fig. 18E. Anal point with 5–13, 8 setae.

Female imago (n = 10, except when otherwise stated)

Total length 2.15–2.68, 2.49 mm. Wing length 1.40–2.07, 1.83 mm. Total length/wing length 1.26–1.52, 1.37. Wing length/length of profemur 2.66–3.04, 2.91. Coloration pale yellowish brown with darker vittae and thoracic markings.

Head. Flagellomeres length (micrometers): 68–92, 85; 41–64, 56; 41–64, 55; 41–64, 55; 83–120, 106. AR 0.40–0.45, 0.43. Temporals 2–11, 5; including 0–3, 1 frontal seta; 0–2, 1 inner verticals; 1–3, 2 outer verticals; and 0–4, 1 postorbitals. Clypeus with 10–15, 12 setae. Cibarial pump, tentorium and stipes as in Fig. 22A. Tentorium 128–173, 147 μm long; 19–30, 22 μm wide. Stipes 128–150, 138 μm long; 34–60, 53 μm wide. Palp segments (micrometers): 34–45, 38; 53–71, 64; 75–124, 112; 83–128, 115; 105–236, 202. Sensilla clavata 2–3 at apex of third palpal segment, second segment with apicomedian sensillum campaniformium. Coronal suture complete or nearly complete.

Thorax. Antepronotum with 4–6, 5 lateral setae. Dorsocentrals 10–16, 12; acrostichals 18–26, 20; prealars 3–5, 4. Scutellum with 10–11 setae. Humeral pit as in male (LEHMANN 1969 fig. 13a).

Wing (Fig. 22B). VR 1.04–1.15, 1.09. Wing membrane with punctation visible at 125 x. Costal extension 60–113, 88 μm long. Brachiolum with 1–2, 1 seta. R with 8–18, 13 setae; R_1 with 6–9, 8; R_{4+5} with 13–24, 18 and C extension with 3–10, 7 non-marginal setae. Squama with 7–9, 8 setae.

Legs. Spur of front tibia 26–34, 31 μm long; spurs of middle tibia 19–23, 22 μm (9) and 15–19, 18 μm (7) long; of hind tibia 45–60, 51 μm (9) and 15–26, 20 μm long. Width at apex of front tibia 36–43, 40 μm; of middle tibia 39–45, 41 μm (9); of hind tibia 45–54, 50 μm. Comb of 11–14, 12 setae; shortest

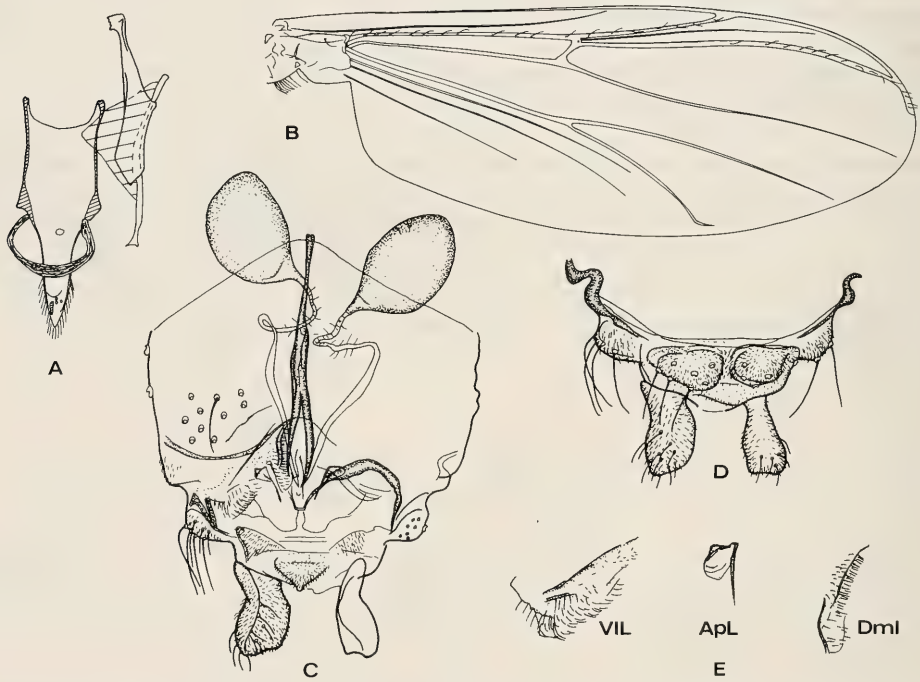


Fig. 22. *Rheocricotopus (Rheocricotopus) effusus* (Walk.), female imago: A. Cibarial pump, tentorium and stipes; B. Wing; C-E. Genitalia, dorsal (C) and ventral (D) aspect and lobes of gonapophysis VIII (E) (DmL, dorsomesal lobe; VIL, ventrolateral lobe; ApL, apodeme lobe).

seta 23–24, 27 μm long; longest seta 45–60, 52 μm long. Sensilla chaetica 0–4, 2 (9) at 0.18–0.49, 0.33 (7) to 0.53–0.75, 0.63 (6) of ta_1 of middle leg; 0–5, 2 (8) at 0.18–0.40, 0.32 (5) to 0.45–0.66, 0.60 (5) of ta_1 of hind leg. Lengths (micrometers) and proportions of legs (n = 8–10):

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	491–680,627	539–794,721	359–539,489	217–307,281	137–203,186	85–137,121	57–76,69
p_2	548–709,665	548–699,658	253–354,324	123–198,172	90–132,121	47– 76,64	47–61,57
p_3	501–695,638	624–841,778	331–477,435	165–246,217	132–198,176	57– 99,86	57–76,67

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.66–0.70,0.68	2.69–2.88,2.80	2.68–2.87,2.76	1.8–2.5,2.2
p_2	0.46–0.51,0.49	3.75–4.40,3.99	3.91–4.34,4.08	1.7–2.5,2.2
p_3	0.53–0.59,0.56	3.23–3.58,3.34	3.11–3.40,3.23	1.9–2.7,2.4

Abdomen. Numer of setae on tergites I–VIII as: 20–31, 27 (9); 19–27, 22; 18–28, 22; 16–27, 22; 15–30, 22; 13–32, 21 (9); 11–26, 17 (9); 16–20, 18 (9). Number of setae on sternites I–VIII as: 0; 2; 2; 4–8, 6; 6–12, 10; 7–19, 12 (9); 13–22, 16 (9); 16–32, 24.

Genitalia (Fig. 22C–E). Gonocoxite with 9–14, 11 setae; including 5–6, 6 strong and 4–8, 5 weak setae. Tergite IX well divided; with 10–22, 15 setae including 8–13, 10 strong and 2–10, 5 weak setae. Cercus 60–109, 91 μm long. Seminal capsules 98–131, 116 μm long, 60–75, 66 μm wide, with 15–23, 18 μm well developed neck. Notum 98–131, 116 μm long.

Pupa (n = 9, except when otherwise stated)

Total length 2.79–3.17, 2.99 mm. Length of thoracic horn/length of anal macrosetae 0.89–1.06, 0.99. Exuvia pale greyish brown.

Cephalothorax. Frontal setae on frontal apotome, 38–64, 48 μm long. Median antepronotals 131–188, 162 μm (8) and 94–169, 132 μm (7) long; lateral antepronotal 56–113, 82 μm (8) long, second lateral antepronotal present in 2 specimens, 56–82 μm long. Two postorbitals both 30–49, 42 μm (7) long. Thoracic horn (Langton 1984 fig. 31a) 227–289, 267 μm long; 34–53, 40 μm wide. Anterior precorneal seta 113–206, 163 μm long; median seta 114–169, 134 μm long; posterior seta 49–105, 75 μm long. Anterior dorsocentral (Dc_1) 53–83,61 μm (8) long; Dc_2 49–86,60 μm long; Dc_3 23–60,38 μm long; Dc_4 38–60, 50 μm long. Distance between Dc_1 and Dc_2 94–128, 110 μm; between Dc_2 and Dc_3 11–23, 18 μm; between Dc_3 and Dc_4 8–21, 13 μm.

Abdomen (Lehmann 1969 fig. 21b, Langton 1984 fig. 31a). Tergite I (T I) bare, T II with median shagreen, T III–VI with extensive shagreen, T VII–IX with median shagreen. Sternites I (S I) and IX bare, S II–VI with weak posterior and median shagreen, S VII–VIII with anterior group shagreen. Pedes spurii A present on S IV–VI. Pedes spurii B present on segments II and III. T II with about 90–140 caudal hooklets. Number of spines in spine patches of tergites IV–VI as: 22–46, 31; 28–47, 38; 26–55, 39. Maximal length (micrometers) of spines in patches of tergites IV–VI as: 11–17, 15; 13–21, 17; 15–23, 18. Conjunctives III/IV and IV/V each with 3–4 rows of anteriorly or posteriorly directed spinules; conjunctive V/VI with single, incomplete row. L setae of segments I–VIII as: 3; 3–4, 3; 3–4, 3; 3–4, 3; 3–4, 3; 3–4, 4; 4; 5; all lamelliform on VII and VIII. Anal lobe with 13–17, 15 (11–21 in Langton 1984: 98) lamelliform setae; anal macrosetae 255–293, 274 μm long. Genital sac of male apparently not reaching anal lobe, but folded in all measured specimens.

Larva (n = 9)

The larva is described by Cranston (1978: 303, 1982: 132). The larvae examined here have basal antennal segment 62–69, 66 μm long; second antennal segment 14–18, 17 μm (8) long; and AR 1.53–1.75, 1.62 (8). The cardinal beard consists of 25–31, 28 setae.

Remarks

R. (R.) effusus is quite similar to *R. (R.) effusoides* spec. nov. There are, however, several differences in all stages. Most suspicious are the differences found in the antennal and leg ratios and in the higher chaetotaxy of *R. (R.) effusoides* particularly of the male anal point and the female gonocoxite IX, tergite IX and remaining tergites. *R. (R.) effusus* apparently lacks sensilla chaetica in the male and sometimes also in the female, while *R. (R.) effusoides* of both sexes do have sensilla chaetica. *R. (R.) effusoides* also has several sensilla clavata on third palpal segment, while *R. (R.) effusus* only has 1–2.

The pupa of *R. (R.) effusus* has distinctly shorter frontal setae than *R. (R.) effusoides*. The differences in reduction of spine patch of tergite IV in relation to the patch on tergite V may not hold up. However, *R. (R.) effusus* has a few spinules in conjunctive V/VI not present in *R. (R.) effusoides*, generally fewer setae in fringe of anal lobe, and the genital sac apparently does not reach the apex of the anal lobe.

The European specimens examined are much larger than the Nearctic specimens. However, equally large variation is mentioned for instance for the pupae examined by Langton (1984: 98) who found a variation in total length of 2.2–4.4 mm. The Nearctic females, however, have a significantly higher number of temporal setae with both frontal setae and inner vertical setae sometimes present in the same specimen. The BV ratios, particularly on the mid leg, also are significantly higher and the dorsocentrals and acrostichals more numerous. The Nearctic females examined both apparently also lack sensilla chaetica on the tarsi, while the European females examined have sensilla chaetica both on mid and hind leg. It is not unlikely that the Nearctic population of *R. effusus* should be regarded as a separate subspecies. However, a larger material and a better knowledge of the geographical variation is needed for such a decision.

Acknowledgements

I am much indebted to Dr. B. A. Caldwell, Environmental Protection Division, Dept. of Natural Resources, Atlanta, Georgia, U.S.A.; Dr. P. S. Cranston, British Museum (Natural History), London, England; Mr. P. L. Hudson, U. S. Dept. of the Interior, Great Lakes Fishery Laboratories, Ann Arbor, Mich., U.S.A.; Dr. P. H. Langton, March, Cambridgeshire, England; Dr. L. Matile, Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, France; Dr. J. K. Liebherr, Cornell University, Ithaca, N. Y., U.S.A.; Dr. S. S. Roback, Academy of Natural Sciences of Philadelphia, Philadelphia, Penn., U.S.A.; Dr. Annelle R. Soponis, Florida A & M University, Tallahassee, Fla., U.S.A.; Dr. D. W. Webb, Illinois Natural History Survey, Urbana, Ill., U.S.A.; and Dr. R. S. Wilson, University of Bristol, Bristol, England; for placing the necessary types and material to my disposal; and to my wife, Mrs. Unni Saether, for making the drawings and typing the manuscript. Her assistance was made possible through a grant from the Norwegian Research Council.

Literature

Albu, P. 1968: Chironomide din Carpaţii româneşti (III). – Studii cerc. Biol., Ser. zool. **20:** 455–465

Ashe, P. 1983: A catalogue of chironomid genera and subgenera of the world including synonyms (Diptera:.Chironomidae). – Ent. scand. Suppl. **20:** 1–68

Beck, W. M. & E. C. Beck 1964: New Chironomidae from Florida (Diptera). – Fla Ent. **47:** 201–207

Brundin, L. 1956: Zur Systematik der Orthocladiinae (Dipt., Chironomidae). – Rep. Inst. Freshwat. Res. Drottningholm **37:** 5–185

Caldwell, B. 1984: Two new species and records of other chironomids from Georgia (Diptera: Chironomidae) with some observation on ecology. – Georgia J. Sci. **42:** 81–96

Cranston, P. S. 1978: The biosystematics of British aquatic larval Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae). – Unpublished Ph. D. Thes., Univ. London, 359 pp. + 79 pl.

— — 1982: A key to the larvae of the British Orthocladiinae (Chironomidae). – Sci. Publ. Freshwat. Biol. Ass. **45:** 1–152

CRANSTON, P. S., D. R. OLIVER & O. A. SAETHER 1983: 9. The larvae of Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region. – Keys and diagnoses. – Ent. scand. Suppl. **19:** 149–291

EDWARDS, F. W. 1929: British non-biting midges (Diptera, Chironomidae). – Trans. R. ent. Soc. Lond. **77:** 279–430

— — 1935: Diptera Nematocera from East Greenland. – Ann Mag. nat. Hist. Ser. **10, 15:** 457–473

FREEMAN, P. 1956: A study of African Chironomidae (Diptera) of Africa south of the Sahara. Part II. – Bull. Br. Mus. nat. Hist. Ent. **4:** 287–368

GOETGHEBUER, M. 1913: Description de Chironomides nouveaux récoltés en Belgique. – Annls Biol. lacustre 6: 148–172

— — 1932: Diptères Chironomidae IV (Orthocladiinae, Corynoneurinae, Clunioninae, Diamesinae). – Faune Fr. **23:** 1–204

— — 1937: Ceratopogonidae et Chironomidae nouveaux ou peu connus d'Europe (7e Note). – Bull. Annls Soc. r. ent. Belg. **77:** 273–280

— — 1939: Etudes biospéologiques. XVI (1). Deux Chironomidae (Diptera) de Roumanie. – Bull. mus. r. Hist. nat. Belg. **15:** 1–2

GOETGHEBUER, M. & A. DORIER 1931: Les métamorphoses d'*Orthocladius (Dactylocladius) dorieri* Goetghebuer. – Trav. lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble **23:** 61–65

HIRVENOJA, M. 1973: Revision der Gattung *Cricotopus* van der Wulp und ihrer Verwandten (Diptera, Chironomidae). – Ann. zool. fenn. **10:** 1–363

JOHANNSEN, O. A. 1908: New North American Chironomidae. In: Felt, E. P. (ed.): 23rd report of the State Entomologist on injuries and other insects of the State New York, 1907. – Bull. N. Y. St. Mus. **124:** 264–285

— — 1932: Orthocladiinae from the Malayan subregion of the Dutch East Indies. – Arch. Hydrobiol., Suppl. **9:** 715–732

— — 1937: Aquatic Diptera. III. Chironomidae: Subfamilies Tanypodinae, Diamesinae and Orthocladiinae. – Mem. Cornell Univ. agric. Exp. Stn **205:** 3–84

KIEFFER, J. J. 1909: Diagnoses de nouveaux Chironomides d'Allemagne. – Bull. Soc. Hist. nat. Metz **26:** 37–56

— — 1912: Quelques nouveaux Tendipédides (Dipt.) obtenus d'éclosion (1re Note). – Bull. Soc. ent. Fr. **17:** 86–88

— — 1913: Nouveaux Chironomides (Tendipedides) d'Allemagne. – Bull. Soc. Hist. nat. Metz **28:** 8–35

— — 1921: Neue Chironomiden aus Mitteleuropa. – Arch. Hydrobiol., Suppl. **2:** 785–808

— — 1922: Chironomides nouveaux ou peu connus de la région paléarctique. – Annls Soc. scient. Brux. **42:** 71–128, 138–180

LANGTON, P. H. 1984: A key to pupal exuviae of British Chironomidae. – P. H. Langton, March, Cambridgeshire, 324 pp.

LEHMANN, J. 1969: Die europäischen Arten der Gattung *Rheocricotopus* Thien. und Harn. und drei neue Artvertreter dieser Gattung aus der Orientalis (Diptera, Chironomidae). – Arch. Hydrobiol. **66:** 348–381

— — 1979: Chironomidae (Diptera) aus Fließgewässern Zentralafrikas (Systematik, Ökologie, Verbreitung und Produktionsbilogie). I. Teil: Kivu-Gebiet, Ostzaire. – Spixiana Suppl. **3:** 1–144

MALLOCH, J. R. 1915: The Chironomidae or midges of Illinois, with particular reference to the species occurring in the Illinois river. – Bull. Ill. St. Lab. nat. Hist. **10:** 275–543

MEIGEN, J. W. 1830: Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten. Sechster Teil. – XI + 401 pp., Hamm

PINDER, L. C. V. 1978: A key to the adult males of British Chironomidae. Vol. 1. The key; Vol. 2, Illustrations of the hypopygia. – Sci. Publ. Freshwat. Biol. Ass. **37:** 1–169 + 189 fig.

ROBACK, S. S. 1957: The immature tendipedids of the Philadelphia area (Diptera: Tendipedidae). – Monogr. Acad. nat. Sci. Philad. **9:** 1–152

SAETHER, O. A. 1969: Some Nearctic Podonominae, Diamesinae, and Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae). – Bull. Fish. Res. Bd Can. **170:** 1–154

— — 1970: Chironomids and other invertebrates from North Boulder Creek, Colorado. – Univ. Colo. Stud. Ser. Biol. **31:** 57–114

— — 1971: Notes on general morphology and terminology of the Chironomidae (Diptera). – Can. Ent. **103:** 1237–1260

— — 1973: Four species of *Bryophaenocladius* Thien., with notes on other Orthocladiinae (Diptera: Chironomidae). – Can. Ent. **105:** 51–60

— — 1977: Female genitalia in Chironomidae and other Nematocera: morphology, phylogenies, keys. – Bull. Fish. Res. Bd Can. **197:** 1–209

— — 1980a: A glossary of chironomid morphology terminology (Chironomidae: Diptera). – Ent. scand. Suppl. **15:** 1–51

— — 1980b: The females and immatures of *Paracricotopus* Thienemann and Harnisch, 1932, with the description of a new species (Diptera: Chironomidae). – Aquatic Insects **2:** 129–145

— — 1981: *Doncricotopus bicaudatus* n. gen., n. sp., (Diptera: Chironomidae) from the Northwest Territories, Canada. – Ent. scand. **12:** 223–229

— — 1983: The canalized evolutionary potential – inconsistencies in phylogenetic reasoning. – Syst. Zool. **32:** 343–359

SANTOS ABREU, E. 1918. Ensayo de una monografia de los Tendipedidos de las islas Canarias. – Mems R. Acad. Cienc. Artes Barcelona **14:** 159–326

SASA, M. 1981: Studies on chironomid midges of the Tama River. Part 4. Chironomidae recorded at a winter survey. – Res. Rep. natn. Inst. envir. Stud. **29:** 78–148

— — 1983. Studies on chironomid midges of the Tama River. Part 6. Description of species of the subfamily Orthocladiinae recovered from the main stream in the June survey. – Res. Rep. natn. Inst. envir. Stud. **43:** 68–99

STORÅ, R. 1945: Fam. Chironomidae. In: FREY, R., Tiergeographische Studien über die Dipterenfauna der Azoren. I. Verzeichnis der bisher von den Azoren bekannten Dipteren. – Commentat. biol. **8** (10): 22–32

SUBLETTE, J. E. 1967: Type specimens of Chironomidae (Diptera) in the Cornell University Collection. – J. Kans. ent. Soc. **40:** 477–564

— — 1970: Type specimens of Chironomidae (Dipt.) in the Illinois Natural History Survey Collection, Urbana. – J. Kans. ent. Soc. **43:** 41–95

THIENEMANN, A. & O. HARNISCH 1932: Chironomiden – Metamorphosen. IV. Die Gattung *Cricotopus* v. d. W. – Zool. Anz. **99:** 135–143

WALKER, F. 1856: Insecta Britannica. Diptera III–XXIV – 352 pp. London

WEBB, D. W. & W. V. BRIGHAM 1982: 11. Aquatic Diptera. Pp. 11.12–11.106 in: BRIGHAM, A. R., W. R. BRIGHAM and A. GNILKA (eds.), Aquatic Insects and Oligochaetes of North and South Carolina. – Midwest Aquatic Enterprises, Makomet, Ill., 837 pp.

ZAVŘEL, J. 1938: Chironomidarum larvae et nymphae I. – Spisy vydáv přir. Fak. Masaryk. Univ. **268:** 1–10

SPIXIANA	Supplement 11	109–137	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

A review of Diamesa davisi Edwards and the davisi group

(Diptera, Chironomidae)*

By **Endre Willassen**

Zoological Museum, Bergen, Norway

WILLASSEN, E. (1985): A review of *Diamesa davisi* Edwards and the *davisi* group (Diptera, Chironomidae). – Spixiana, Suppl. 11: 109–137.

The *Diamesa davisi* group comprizes an aggregate of morphologically very similar populations. Imagines of the group have been examined and sources of nomenclatorial confusion in previous literature are pointed at. It is submitted that application of the biological species concept in this case, could have masked data which seem potentially informative in biogeographical studies, and that regarding the *D. davisi* group as composed of 7 different species has greatest heuristic potentials with the presently available data. *Diamesa davisi* Edwards apparently occurs primarily in the E. Nearctic. *Diamesa alpina* Tokunaga is distributed from Japan via Kamchatka down the west coast of Alaska. Its sister species, *Diamesa sonorae* spec. nov. is found in the mountains of California. *Diamesa saetheri* spec. nov. is known from glacier brooks in Scandinavia and from arctic and alpine Siberia. *Diamesa serratosioi* spec. nov. occurs in Scandinavia, *Diamesa lupus* spec. nov. in the W. Nearctic, and *Diamesa amplexivirilia* Hansen in the Nearctic and E. Palaearctic. The sister species of the *D. davisi* group is the W. Nearctic *Diamesa nivicavernicola* Hansen. Body size in *Diamesa serratosioi* gradually is declining throughout the emergence period, and seasonal variation is seen in the leg ratio. Both phenomena are regarded as effects of temperature. Wing reduction in female *Diamesa saetheri* and *Diamesa steinboecki* Goetghebuer is accompanied by a reduced number of tarsal sensilla chaetica.

Dr. Endre Willassen, Zoological Museum, Muséplass 3, N-5000 Bergen.

Introduction

The present paper attempts to clarify and deal with taxonomic problems concerning *Diamesa davisi* Edwards and the *davisi*-group (KOWNACKI 1980).

EDWARDS (1933) described *Diamesa davisi* from material collected by the Oxford Expedition to Hudson Strait in 1931. Recordings of *D. davisi* from Norway, Sweden, and Greenland were later published by THIENEMANN (1942), and a description of the species given by PAGAST (1947) was based on Thienemann's material from Sweden. Since then, the European *D. davisi* has been considered in a number of papers (SAETHER 1968; SERRA-TOSIO 1969, 1973; STEFFAN 1971; AAGAARD 1978; KOWNACKI 1980) and recently, recordings of *D. davisi* from Siberia have been published (MAKARCHENKO 1980).

---

* This paper was submitted as one of three manuscripts to the University of Bergen, Norway, August 1982, in partial fulfillment of requirements for the degree of Dr. scient.

In a revision of Nearctic *Diamesa* Meigen, HANSEN and COOK (1976) examined one of the syntypes and redescribed the male imago from material collected in Alaska, California, Canada, Montana, New Hampshire, Washington, Wyoming, and Utah. Referring to figures of the hypopygium of the Scandinavian *D. davisi* presented by PAGAST (1947) and SERRA-TOSIO (1971), they suggested that this might be a different species, more similar to *D. amplexivirilia* Hansen.

I have compared the type material of *D. davisi* to specimens collected at different sites in Western Norway and recognize two new species, both previously described as *D. davisi.* Additional material from the Nearctic which I have had the opportunity to examine, contains three more species, one is identical to *D. alpina* Tokunaga sensu MAKARCHENKO (1980). Another was included in *D. davisi* by HANSEN and COOK (1976) but is distinctly different from the types of *D. davisi.* The third species would key out to *D. amplexivirilia* in the key to Nearctic males of the genus given by HANSEN and COOK (1976), but differs in details of the male hypopygium.

Four new species are thus added to the *davisi* group in the sense of KOWNACKI (1980). These are *D. sonorae* spec. nov., *D. lupus* spec. nov., *D. serratosioi* spec. nov., and *D. saetheri* spec. nov. The following descriptions include the imagines of these species, as well as *D. davisi* and *D. alpina.* Detailed descriptions of *D. amplexivirilia* have been published by HANSEN and COOK (1976) and MAKARCHENKO (1980, 1981), and reference to some diagnostic features is regarded as sufficient for the purpose of this paper.

Taxonomical problems pertaining to body size and variation are briefly elucidated. A tentative reconstruction of the phylogenetic relationships within the *davisi* group is presented and some biogeographic interpretations are based on this.

Methods and morphology

Specimens were mounted on slides following the procedure described by SAETHER (1969). Measurements follow SCHLEE (1966, 1968). In the descriptions measurements are given as ranges.

Terminology generally follows SAETHER (1980) with a few exceptions. I regard the ocelli (SAETHER 1980) as probably being campaniform sensilla and have here called them frontal sensilla (WILLASSEN 1983). Their position relative to the frontal protrusion (Fig. 4.2) are useful taxonomic characters in some cases. A flap (Fig. 5.3) characterizes the female genitalia of some *Diamesa* Meigen and other genera of Diamesinae.

Diagnosis to imagines of the davisi group

Male imago with eight flagellomeres, female with seven. Ultimate flagellomere somewhat swollen, basal flagellomere more slender. Head of both male and female with separate, weak frontal protrusions. Frontal sensilla far apart. Eyes hairy. Frontal setae few or absent. Tentorium tubelike. Wings, when not reduced, with small anal lobe. Alula without setae. Tibial spurs fairly short with dense prickles basally. Male hypopygium with conspicuous laterosternites usually extending beyond posterior margin of tergite IX. Sternapodeme shaped like an arrowpoint. Anal point directed more or less ventrad and often strongly reduced. Male gonocoxite with a knoblike superior volsella. Gonostylus with apical teeth and subterminal peg and erect short setae. Female genitalia with large sternum VIII covering gonocoxites in ventral view, sternal setae 1–2 or wanting. Flap well developed. Tergite VIII nearly devoid of setae. Gonocoxite IX roughly triangular, poorly delineated from tergite IX and without prominent lateral projection, with short setae distributed essentially along dorsal margin. Tergite IX strongly divided with small, setaebearing protrusions appearing as part of gonocoxite in lateral view. Cerci small, rounded to trapezoid, sometimes with ventrolateral knee-like protrusion, occasionally with dorsal protrusion near base.

Key to males of the davisi group

1 Laterosternites not extending beyond posterior margin of tergite IX (Fig. 2.2) . . . . . *Diamesa sonorae* spec. nov.

– Laterosternites projecting beyond margin of tergite IX 2

2 Sternapodeme blunt anteriorly, anal point usually pigmented and blunt-tipped, gonostylus with strong bend (Fig. 1.3) . . . . . *Diamesa amplexivirilia* Hansen

– Sternapodeme pointed, anal point hyaline and pointed or completely reduced, gonostylus less bent 3

3 Posterior part of laterosternite membraneous, delineated from normally sclerotised anterior part with sickle-shaped apodeme (Figs. 2.3–4) . . . . . *Diamesa lupus* spec. nov.

– Sclerotisation of laterosternite uniform 4

4 Tergal bands U-shaped . . . . . *Diamesa alpina* Tokunaga

– Tergal bands Y- to V-shaped 5

5 Laterosternites obliquely cut mesally (Figs. 1.1–2, 1.7, 1.9) (Fig. 1.8 illustrates the difficulty of evaluating this character in squeezed mounts) and with minute setae 6

– Laterosternites with relatively long setae and dorsomesal margin almost straight (Figs. 1.3–5) . . . . . *Diamesa serratosioi* spec. nov.

6 Posterior margin of tergite IX rounded (Figs. 1.7–9) . . . . . *Diamesa saetheri* spec. nov.

– Posterior margin straight (Figs. 1.1–2) . . . . . *Diamesa davisi* Edwards

Diamesa amplexivirilia Hansen
(Fig. 1.3)

Diamesa amplexivirilia Hansen, Hansen and Cook 1976: 53–57, fig. 119 (description of males from Canada and USA).

Diamesa amplexivirilia Hansen, Makarchenko 1980: 86–88, fig. 4 (description of males from the Kolyma area and Wrangel I.). Makarchenko 1981: 108–110, fig. 11 (description of larva and pupa).

Diagnosis: The male is characterized by a gently rounded posterior margin of tergite IX; tergal bands weak, widely U-shaped (semi-circular); anal point relatively well developed and blunt-tipped; laterosternites very extended, evenly sclerotized and with relatively dense and long setae; gonocoxite with weak medial field; gonostylus very strongly curved.

Remarks

The very strong bend of the gonostylus is the most striking autapomorphy of *D. amplexivirilia*. Although the anal point is variable, it seems generally more conspicuous than in other members of the *davisi* group. The specimen figured by Makarchenko (1980) shows a less truncate sternapodeme than the Nearctic specimens available to me, but otherwise the hypopygia appear almost identical.

The female of *D. amplexivirilia* is unknown.

Material studied

USA, Washington, 3 mi. E, 6 mi. S of Glacier, Mt. Baker, Sept. 7, 1967, D. Hansen leg., 3 male paratypes; Montana, Glacier National Park, elev. 5800 ft. July 24, 1968, R. A. Hellenthal, 1 male paratype. Deposited in Department of Entomology, University of Minnesota, St. Paul.

Diamesa davisi Edwards
(Figs. 1.1–2, 3)

Diamesa davisi Edwards 1933: 614–615, fig 2a (descriptions of male and female).
Diamesa davisi Edwards *pro parte,* HANSEN and COOK 1976: 81–85, figs. 62, 120 (description based on Nearctic males, question previous records of *D. davisi* from Scandinavia).

Diagnosis: The male is characterized by Y-(types) to V-shaped tergal bands, a partly straight posterior margin of tergite IX, reduced anal point; moderately extended laterosternites with very weak setae. Confer remarks for the female.

Description

Male imago (type material, n = 2, and additional material, n = 1, in parentheses)

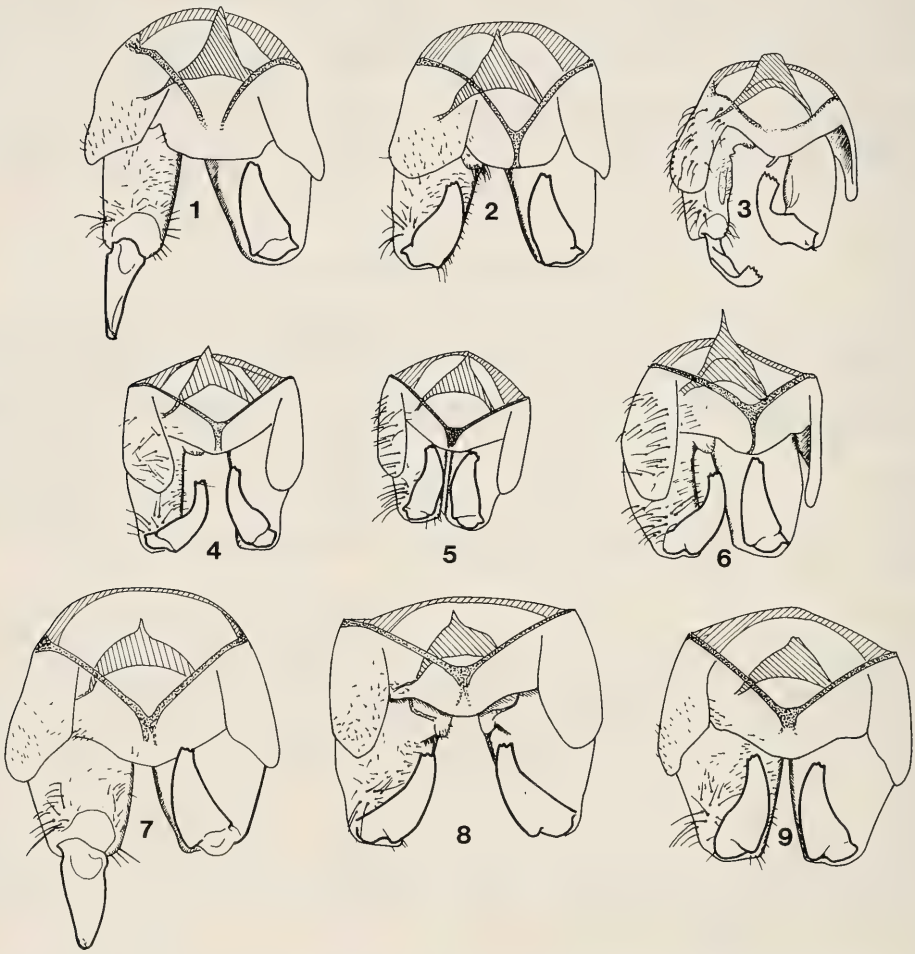


Fig. 1. *Diamesa* spp., male hypopygia. 1.1 *D. davisi* Edwards, Wyoming; 1.2 *D. davisi,* Akpatok Island (paralectotype); 1.3 *D. amplexivirilia* Hansen, Washington; 1.4–6 *D. serratosioi* spec. nov., W. Norway; 1.7–9 *D. saetheri* spec. nov., W. Norway.

Total length 3.07–3.08 (3.17) mm. Wing length/width 2.47–2.59 (2.59)/0.78 (n = 1) (0.95) mm. Total length/wing length 1.19–1.24 (1.24). Wing length/length of profemur 1.58–1.64 (1.54).

Antenna (n = 2): Length/width of pedicel 33 (52)/77 (73) μm. Length/width of flagellomeres (μm): 109 (105)/36 (40), 47 (47)/33 (33), 44 (40)/31 (32), 31 (32)/28 (31), 33 (36)/27 (30), 29 (28)/27 (31), 33 (40)/35 (39), 109 (106)/37 (40). AR 0.29 (0.33). Scape and pedicel without setae. Flagellomeres 1–7 respectively with setae: 6 (4), 2 (3), 1 (2), 0 (1), 1 (1), 0 (0), 6 (6). Ultimate flagellomere with 4 (4) strong setae and 1 (2) weak apical setae.

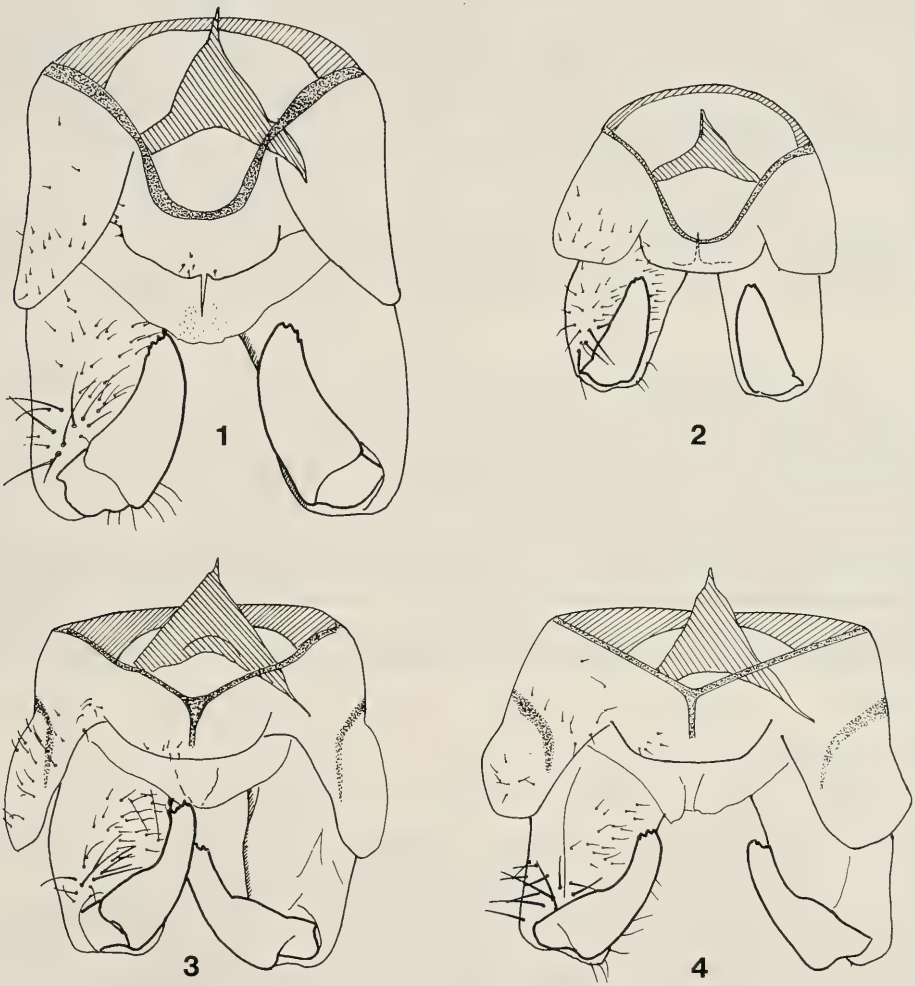


Fig. 2. *Diamesa* spp., male hypopygia. 2.1 *D. alpina* Tokunaga sensu Makarchenko, Alaska; 2.2 *D. sonorae* spec. nov., California; 2.3–4 *D. lupus* spec. nov., Alaska.

Head: Coronal suture complete, 170–176 (162) μm long. Frontal sensilla 165 (160) μm apart. Temporal setae (n = 2) 25 (19), including 8 (3) postorbitals, 13 (15) verticals, 2 (0) orbitals, and 2 (1–2) frontal setae. Clypeus length/width 84–89 (94)/144–165 (144) μm, with 1–3 (1) setae. Length/width of palpal segments (n = 2) μm: 40 (39)/39 (40), 61 (61)/40 (45), 106 (101)/48 (59), 89 (85)/44 (45), 122 (113)/36 (40). Palpal stoutness 2.25 (1.90).

Thorax: Antepronotum nearly reaching scutal projection, with 7–10 (11) lateral setae. Dorsocentrals 6 (7–9), acrostichals absent, prealars 5–6 (7); epimeron II with 0–1 (0) setae, preepisternum II without setae. Scutellars 15–22 (13).

Wing (n = 2): VR 1.03 (1.00). Brachiolum with 4 (3) setae distally; R with 5 (6) setae, R_1 with 5 (12), R_{4+5} with 6 (13) setae. Subcosta with 2 (1) sensilla campaniformia, R_1 with 2 (2), R_{2+3} with 1 (1), R_{4+5} with 2 (2) sensilla campaniformia.

Legs: Spur of front tibia 35–36 (35) μm long, spurs of middle tibia 39–43 (47) and 31–35 (37) μm, spurs of hind tibia 60–65 (69) and 32–40 (41) μm long. Width at apex of front tibia 70–75 (67) μm, of middle tibia 69–75 (72) μm, of hind tibia 86 (86) μm. Comb on hind tibia with 16–19 (18) setae; longest seta 56–69 (63) μm, shortest seta 33–41 (43) μm long. Each leg with 2 apical pseudospurs (may be weak) on ta $_{1-3}$ respectively. Preapical pseudospurs on ta_{1-3} respectively: 0–10, 0, 0 on p_1; 7–9 (3), 2 (2), 0 on p_2; 11–17 (12), 4–6 (3), 0–1 (0) on p_3. Sensilla chaetica ? (3) distributed from (0.72) to (0.77) of posterior ta_1. Claws of posttarsus pointed.

Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4
p_1	1560–1573 (1651)	1443–1456 (1430)	845–858 (884)	370 (391)	204–231 (233)	84–92 (94)
p_2	1612–1716 (1560)	1326 (1274)	533–549 (528)	215–253 (306)	114–160 (170)	71–79 (85)
p_3	1716–1833 (1651)	1547–1625 (1521)	897–910 (897)	449–459 (468)	220–229 (248)	76–92 (97)

	ta_5	LR	BV	SV	BR
p_1	118 (126)	0.59 (0.62)	4.74–5.01 (4.70)	3.53–3.55 (3.49)	1.0–1.2 (1.1)
p_2	97–100 (113)	0.40–0.41 (0.41)	6.10–6.55 (4.99)	5.51–5.54 (5.37)	1.1 (1.2)
p_3	107–110 (118)	0.56–0.58 (0.59)	4.80–5.03 (4.37)	3.64–3.80 (3.54)	1.1–1.4 (1.4)

Hypopygium (Figs. 1.1–2): Tergite with posterior margin partly straight, tergal bands Y-shaped (type material) to V-shaped, anal point not visible in dorsal view. Laterosternite moderately extended, posterior margin inclined with very weak setae; length ratio of laterosternite to gonocoxite 0.61–0.64 (0.62). Volsella with microtrichia and setae (at least in type material). Gonostylus weakly curved and evenly tapering distad, with 3–4 apical teeth and subterminal peg. HR 1.96–2.15 (1.86). HV 1.39–1.58 (1.36).

Female imago (allolectotype)

Total length 3.35 mm. Wing length/width 2.96/1.08 mm. Total length /wing length 1.13. Wing length/length of profemur 2.59.

Antenna: Length/width of pedicel 44/73 μm. Length/width of flagellomeres (μm): 106/35, 52/32, 39/28, 35/27, 35/27, 47/31, 93/35. AR 0.28. Scape and pedicel without setae. Flagellomeres 1–6 respectively with setae: 4, 3, 1, 0, 2, 5. Ultimate flagellomere with 3 strong setae and 2 weak apical setae.

Head: Coronal suture 131 μm long. Frontal sensilla 167 μm apart. Temporal setae 20, including 8 postorbitals, 11 verticals, 0 orbitals, and 1 frontal seta. Clypeus length/width 89/157 μm, with 2 setae. Length/width of palpal segments (μm): 27/36, 44/44, 80/36, 69/36, 109/35. Palpal stoutness 2.00.

Thorax: Antepronotum with 9 lateral setae. Dorsocentrals 7, acrostichals absent, prealars 5; epimeron II with 1 (?) seta, preepisternum II without setae. Scutellars 21.

Wing: VR 1.01. Microtrichia of wing membrane visible at about 100X magnification. Brachiolum with 2 setae distally; R with 5 setae, R_1 with 10, R_{4+5} with 6 setae. Alula without setae. Squama with 11 setae. Subcosta with 2 sensilla campaniformia R_1 with 3, R_{2+3} with 1, R_{4+5} with 3 sensilla campaniformia.

Legs: Spur of front tibia not measurable, spurs of middle tibia 43 and 33 μm long, spurs of hind tibia 64 and 33 μm long. Width at apex of front tibia 40 μm, of middle tibia 68 μm, of hind tibia 82 μm.

Comb on hind tibia with 17 setae 53 μm to 36 μm long. Each leg with 2 apical pseudospurs on ta_{1-3} respectively. Preapical pseudospurs on ta_{1-3} respectively: 0, 0, 0 on p_1; 9, 2, 0 on p_2; 14, 2, 0 on p_3. Sensilla chaetica 41 distributed from 0.18 to 0.74 of posterior ta_1.

Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5	LR	BV	SV	BR
p_1	1144	1105	702	285	170	–	–	0.64	–	3.20	1.6
p_2	1235	1066	443	197	131	81	97	0.41	5.42	5.19	1.3
p_3	1339	1287	767	433	169	72	–	0.60	–	3.42	1.5

Genitalia (Fig. 3.): Sternum VIII without setae. Gonocoxapodeme weak, nearly parallel to flap margin. Ventrolateral lobe almost entirely covered by flap. Apodeme lobe with weak scattered microtrichia. Seminal capsules slightly oblong with very short neck, punctuation of surface distinct at 500X magnification, length/with 77/39 μm. Spermathecal ducts with loop, apparently with separate openings. Labial microtrichia indistinct at 750X magnification. Gonocoxite IX almost flat, evenly tapering distad and slightly bent mediad behind protrusion of tergite IX, with 8–11 setae about 25–50 μm long. Tergite IX with small knob-like protrusions, 6 setae about 65 μm long on each protrusion. Segment X slightly protruding posteriad (ventral aspect). Cerci more or less rounded with group shagreenation on lateral side, ventral knee-like protrusion apparently missing.

Remarks

A male lectotype has been selected in accordance with recommendation 74B of the International Code of Zoological Nomenclature. One male of the syntype series apparently is lost. *D. davisi* is very similar to *D. alpina* sensu Makarchenko (1980) in the male hypopygium. Distinguishing characters are the U-shaped tergal band and a slightly more developed anal point in *D. alpina* (see below). These characters are also shared by *D. sonorae* spec. nov. which has shorter laterosternites than both *D. davisi* and *D. alpina*. *D. davisi* sensu Makarchenko (1980) is identical to *D. davisi* sensu Saether (1968). This species is clearly different from *D. davisi* Edwards and has been named *D. saetheri* spec. nov. (see below). The female of *D. davisi* was not recognizable from the original description. Hansen and Cook (1976: 81) suggested that the cercus drawn by Edwards (1922, fig. 11) (as *D. ursus* Kieffer) might belong to *D. davisi*. This they did by stating that Saether (1968: 441) questioned the determina-

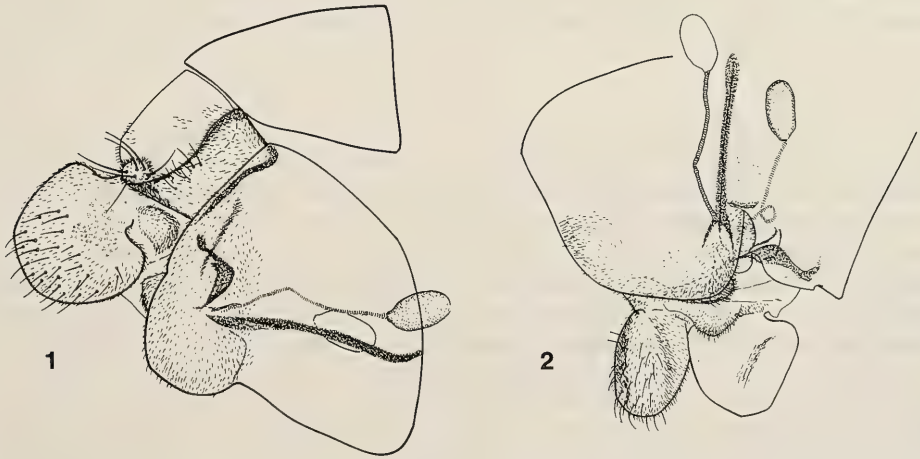


Fig. 3. *D. davisi* Edwards, female genitalia (allolectotype). 3.1 lateral aspect, 3.2 ventral aspect (slightly tilted).

tion by Edwards. However, they refer to the wrong figure. The reference should be to EDWARDS: 1922, fig. 12, concerning *D. hyperborea* Holmgren, which according to PAGAST (1947: 573), and referred to by SAETHER (1968), was regarded as a possible synonym of *D. davisi.* As will be pointed out elsewhere, the cercus in EDWARDS (1922, fig. 11) belongs to *D. bohemani* Goetghebuer (WILLASSEN, MS). A knee-like ventrolateral protrusion of the cercus apparently is missing in *D. davisi.* This seems to be the case also for *D. alpina* (TOKUNAGA 1936) and *D. sonora* spec. nov.

Material studied

Lectotype male, allolectotype female, paralectotype male (by designation); Boulders in watercourse, 21. Aug. 1931, O. U. Exp. 1931, S. E. Akpatok I., Ungava Bay, N. Canada, D. H. S. Davis d. d. 1931, BM 1933 588. USA, Wyoming, 44 57′ 42″ N 109 29′ 00″ W, alt. 10300′, 31mi. N 21mi. W of Cody, Under rocks in small rocky stream feeding Frozen Lake, Aug. 13. 1969, leg. Dean Hansen, DH 69-303, BM 1970 585; 1 male. Above material deposited in the British Museum (NH), London. White Mt. Nat. Forest, Ammonoosuc R., N. H., 26. May 1981, D. R. Oliver and M. E. Roussel leg., 1 male, 1 female, 3 pupae, and 2 larvae. Deposited in the Canadian National Collections, Ottawa.

Diamesa serratosioi spec. nov.

(Figs. 1.4–6, 4.1–3, 5)

? *Diamesa* spec. VI Pagast 1947: 526 (description of *davisi* like male exuvium).
Diamesa davisi Serra-Tosio 1971: 195–198, figs. 82.1–3 (Description of male adult from Sweden; records from Aurland, W. Norway; *pro parte,* distribution and ecology) Serra-Tosio 1973: 59 *pro parte* (distribution and ecology)
Diamesa serratosioi Willassen. Serra-Tosio 1983: 13 (reference to manuscript by Willassen). Nomen nudum.

Type area: W. Norway, Hordaland, Eksingedalen, Ekse.

Type material: Holotype male, Z. M. Bergen Type no. 81; Ekse, HOi, Vaksdal, 60°50′N 6°15′E, 10–16/8 1976, leg. T. Andersen. Paratypes (and allotype): 24–30/6–76 9 males; 17–24/6–76 12 males; 15–20/7–76 7males, 2 females; 20–27/7–76 7 males; 3–10/8–76 1 male; 10–16/8–76 5 males, 2 females; 16–26/8–76 2 males, 2 females; 26/8–1/9–76 10 males; 24–30/9–76 2 females; same loc. as holotype. Lundeelv, Jölster, Sogn og Fjordane, Sep. 1980, leg. G. A. Halvorsen; 7 males, 1 reared from larva, 1 female. Nedre ende Vassbygdvatnet, SFi, Aurland, 16/8 1968, leg. G. Hansteen, 5 males.

Diagnosis: The male is characterized by having Y-shaped tergal bands, a rounded posterior margin of tergite IX, weak anal point usually not visible in dorsal view, very extended laterosternites with weak and long setae. Confer remarks for the female.

Etymology: The species is named as a tribute to dr. Bernard Serra-Tosio, Grenoble, for his contributions to the knowledge of the Diamesini.

Description

Male imago (n = 11 unless otherwise stated)

Total length 2.47–3.73 mm. Wing length/width 2.21–2.81/0.74–0.96 mm. Total length/wing length 0.79–1.41. Wing length/length of profemur 1.54–1.98.

Antenna (n = 8): Length/width of pedicel 27–53/67–97 μm. Length/width of flagellomeres (μm): 84–125/26–39, 42–60/24–39, 29–50/23–34, 26–39/24–34, 25–39/24–32, 16–34/24–31, 25–39/26–39, 81–128/29–47. AR 0.26–0.37. Flagellomeres 1–2 and 7–8 occasionally partly fused. Scape without setae. Pedicel with 1–3 setae. Flagellomeres 1–7 respectively with setae: 2–7, 2–5, 2–3, 1–2, 1–3, 0–2, 4–6. Ultimate flagellomere with 2–5 strong setae and 2–3 weak apical setae. Longest antennal seta 47–93 μm long.

Head: Coronal suture complete, 131–197 μm long. Frontal sensilla 133–170 μm apart, situated 49–60 μm from apex of frontal protrusion. Temporal setae 16–24, including 5–8 postorbitals, 7–13 verticals, 0–4 orbitals, and 0–2 frontal setae. Clypeus length/width 68–89/101–157 μm, with 2–6 setae.

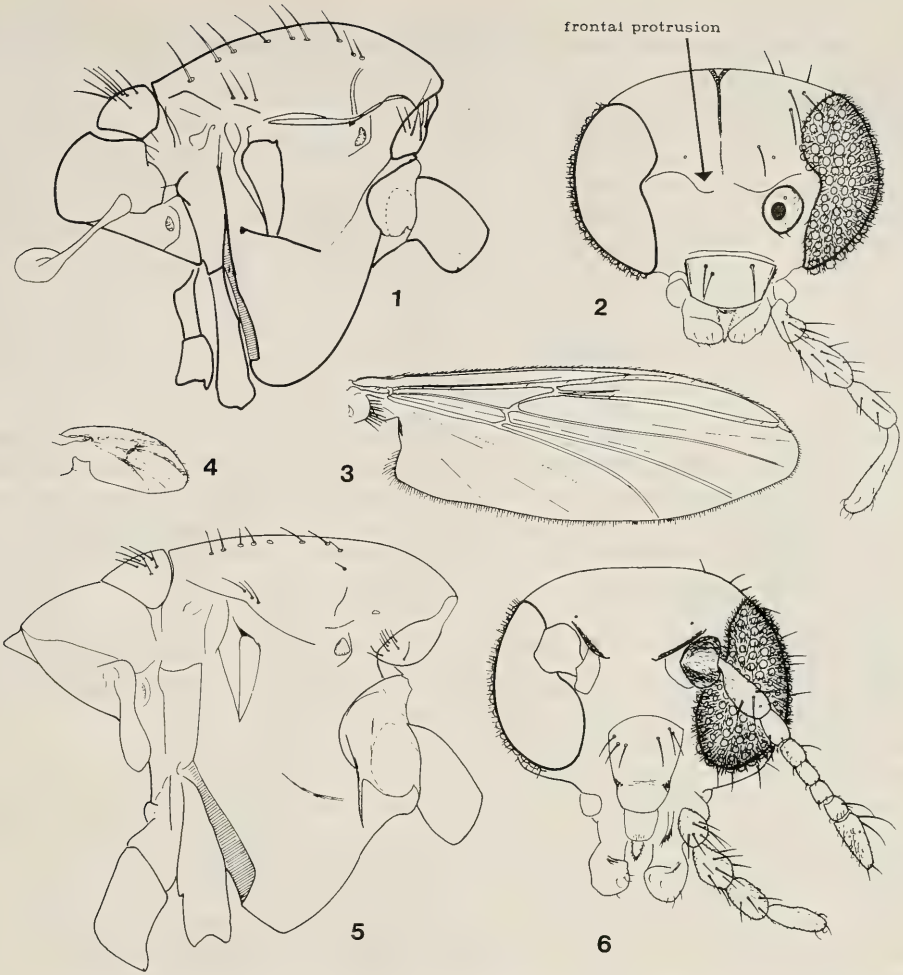


Fig. 4. *Diamesa* spp., head, wing, thorax. 4.1–3 *D. serratosioi* spec. nov., female; 4.4–6 *D. saetheri* spec. nov., brachypterous female (4.4 drawn to same scale as 4.3).

Length/width of palpal segments (μm): 21–43/27–40, 43–66/28–52, 83–118/35–55, 72–100/24–49, 122–168/26–42. Palpal stoutness 2.29–3.10.

Thorax: Antepronotum not reaching scutal projection, with 6–12 lateral setae. Dorsocentrals 6–12, acrostichals absent, prealars 2–5; epimeron II with 0–2 weak setae, preepisternum II without setae. Scutellars 10–18.

Wing: VR 0.92–0.96. Microtrichia of wing membrane visible at about 100X magnification. Brachiolum with 2–3 weak setae distally and 1 strong seta basally; R with 6–12 setae, R_1 with 5–13, R_{4+5} with 3–9 setae. Alula without setae. Squama with 17–32 setae. Subcosta with 2–4 sensilla campaniformia, R_1 with 2–4, R_{2+3} with 1–2, R_{4+5} with 1–5 sensilla campaniformia.

Legs: Spur of front tibia 20–41 μm long, spurs of middle tibia 37–43 μm and 29–41 μm, spurs of hind tibia 51–79 μm and 31–45 μm long. Width at apex of front tibia 72–105 μm, of middle tibia 54–85 μm, of hind tibia 72–105 μm. Comb on hind tibia with 15–21 setae, longest seta 51–67 μm, shortest seta 26–39 μm long. Each leg with 2 apical pseudospurs (often very weak) on ta_{1-3} respectively. Preapical

pseudospurs on ta_{1-3} respectively: 0, 0, 0 on p_1; 4–11, 0–2, 0 on p_2; 9–24, 2–8, 0–2 on p_3. Sensilla chaetica 4–11 distributed from 0.36–0.63 to 0.69–0.78 of posterior ta_1. Claws of posttarsus pointed with 1–3 serrations. Pulvilli small.

Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	1066–1820	1144–1794	689–1131	333–533	167–275	69– 94	93–119
p_2	1079–1807	980–1547	448– 676	225–338	152–308	66– 92	97–118
p_3	1196–1872	1248–1870	754–1131	417–559	222–289	79–105	109–137

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.60–0.67	4.13–4.74	2.72–3.73	1.0–1.8
p_2	0.41–0.48	4.52–5.66	4.33–4.96	1.1–1.7
p_3	0.59–0.66	3.84–4.62	3.00–3.36	1.1–2.3

Hypopygium (Figs. 1.4–6): Tergite IX with a few weak setae laterally, posterior margin rounded, tergal band Y-shaped; anal point minute, occasionally visible in dorsal view. Laterosternite strongly produced beyond posterior margin of tergite IX, with several weak but fairly long setae; length ratio of laterosternite to gonocoxite (n = 44) 0.71–0.82, mean value 0.77. Gonocoxite fairly slender; volsella with microtrichia, without setae. Gonostylus broad at base, more or less strongly curved, with 3–5 apical teeth and subterminal peg. HR 1.72–2.14. HV 1.58–2.19.

Female imago (n = 5 unless otherwise stated)

Total length 2.59–3.81 mm. Wing length/width 2.20–2.82/0.82–1.14 mm. Total length/wing length 1.11–1.46. Wing length/length of profemur 2.22–2.68.

Antenna (n = 3): Length/width of pedicel 36–49/63–76 μm.

Length/width of flagellomeres (μm): 66–107/24–27, 37–50/21–26, 29–43/24, 24–31/21–26, 24–31/26–31, 21–36/26–33, 76–92/26–29. AR 0.24–0.44. Scape without setae. Pedicel with 1–3 setae. Flagellomeres 1–6 respectively with setae: 2–5, 2–5, 2–3, 0–2, 2–3, 2–3. Ultimate flagellomere with 2–3 strong setae and 1–2 weak apical setae. Longest antennal seta 52–56 μm.

Head (Fig. 4.2): Coronal suture complete, 73–164 μm long. Frontal sensilla 143–154 apart, situated 56–69 μm from apex of frontal protrusion. Temporal setae 20–24, including 6–8 postorbitals, 13–15 verticals, 0–3 orbitals, and 1–2 frontal setae. Clypeus length/width 52–76/93–147 μm, with 3–4 setae. Length/width of palpal segments (μm): 16–41/26–38, 34–62/33–48, 63–100/36–43, 71–93/29–41, 105–150/26–42. Palpal stoutness 1.82–3.04.

Thorax (Fig. 4.1): Antepronotum not reaching scutal projection, with 7–15 lateral setae. Dorsocentrals 7–12, acrostichals absent, prealars 2–5; epimeron II with 0–2 very weak setae, preepisternum II without setae. Scutellars 10–18.

Wing (Fig. 4.3): VR 0.94–0.99. Microtrichia of wing membrane visible at about 100X magnification. Brachiolum with 2–5 weak setae distally, R with 8–11 setae, R_1 with 8–12, R_{4+5} with 5–9 setae. Alula without setae. Squama with 19–26 setae. Subcosta with 1–3 sensilla campaniformia, R_1 with 3–4, R_{2+3} with 1–3, R_{4+5} with 1–3 sensilla campaniformia.

Legs: Spur of front tibia 29–38 μm long, spurs of middle tibia 36–40 μm and 31–38 μm, spurs of hind tibia 60–101 μm and 31–64 μm long. Width at apex of front tibia 47–64 μm, of middle tibia 50–68 μm, of hind tibia 66–131 μm. Comb on hind tibia with 14–20 setae, longest seta 47–79 μm, shortest seta 26–53 μm long. Each leg with 2 apical speudospurs (particularly weak on ta_3) on ta_{1-3} respectively. Preapical pseudospurs on ta_{1-3} respectively: 0, 0, 0 on p_1; 2–9, 0–2, 0 on p_2; 5–15, 2–6, 0–1 on p_3. Sensilla chaetica 36–67 distributed from 0.14–0.18 to 0.63–0.72 of posterior ta_1. Pulvilli small.

Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	949–1187	975–1283	663–840	322–404	170–233	63–83	89–120
p_2	918–1289	988–1264	396–490	228–269	142–173	68–77	89–115
p_3	1040–1410	1066–1354	708–879	401–475	194–250	73–96	92–134

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.59–0.65	3.42–4.10	2.90–3.72	1.2–1.6
p_2	0.40–0.43	4.50–4.71	4.48–5.15	1.4–1.6
p_3	0.61–0.67	3.68–4.54	2.95–3.33	1.3–1.8

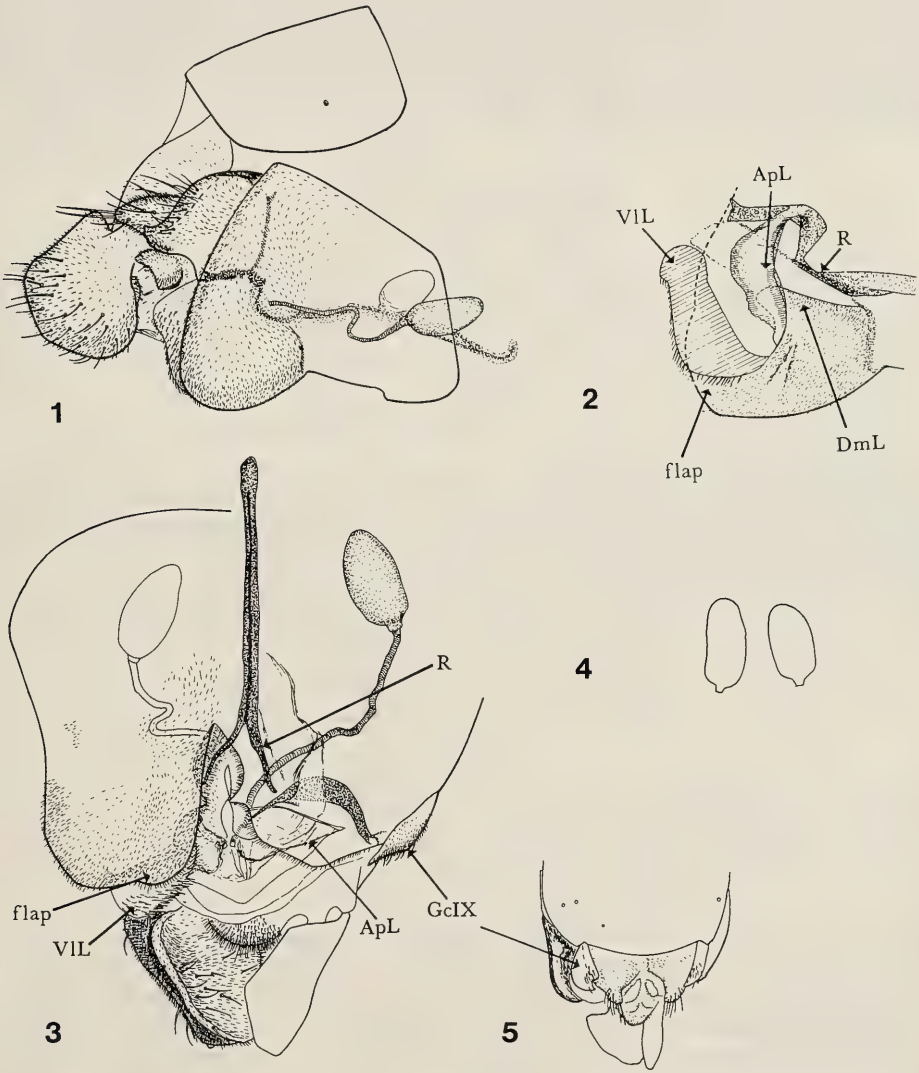


Fig. 5. *D. serratosioi* spec. nov., female genitalia. 5.1 lateral aspect, 5.2 sagittal section of genital atrium, 5.3 ventral aspect, 5.4 variation of seminal capsules, 5.5 dorsal aspect (ApL = apodeme lobe, DmL = dorsomesal lobe, Gc IX = gonocoxite IX, VlL = venrolateral lobe).

Genitalia (Fig. 5): Sternum VIII with 0–1 setae on each side. Gonocoxapodeme inconspicuous. Apodeme lobe with scattered microtrichia. Seminal capsules ovoid to oblong with short neck, punctuation of surface visible at 375X magnification. Gonocoxite with sigmoid dorsal margin, with 12–20 setae about 30–45 μm long. Protrusion of tergite IX knob-like to weakly digitiform, with 9–12 setae about 50 μm long. Segment X weak, slightly protruding posteriad (ventral view). Cerci trapezoid with ventrolateral knee-like protrusion (may be difficult to detect in small individuals).

Remarks

Males of *D. serratosioi, D. amplexivirilia,* and *D. lupus* can be separated by the diagnostic characters given for each of them. Female *D. lupus* has a well-developed dorsal projection on the cercus and so is distinct from *D. serratosioi.* Female *D. amplexivirilia* is unknown. The pupal exuvium described by Pagast (1947) probably belonged to *D. serratosioi* (as *Diamesa spec.* VI). As noted by Pagast, the thorns on the tergites are reduced and have a much lighter coloration when compared to *D. saetheri* (which he described as *D. davisi).* Males of *D. serratosioi* from Norway and Sweden were previously described as *D. davisi* by Serra-Tosio (1971).

Diamesa saetheri spec nov.

(Figs. 1.7–9, 4.4–6, 6, 7)

Diamesa davisi auct., nec Edwards 1933. Pagast 1947: 477–478, 525–526, figs. 37, 79 (description of male adult and pupa from Sweden). Saether 1968: 430, 440, 441–445, 448 (description of male adult, pupa, and larva from Finse, Norway). Makarchenko 1980: 80–83, tabs. 1–2, figs. 1–2 (description of male adults from Siberia). Doughman 1983: 25, fig 17B–C, 34 (description of larva).
nec *Diamesa davisi* sensu Saether 1968: fig. 17B (female, figured seminal capsule).
nec *Diamesa hyperborea* Holmgren 1869. Pagast 1947: 573 (as possible synonym of *D. davisi).*

Type area: W. Norway, Hordaland, Finse.

Type material: Holotype male, Z. M. Bergen Type no. 82; Finse, Blåisen, 13–8 1980, leg E. Willassen. Paratypes (and allotype): 15 males, 4 females, 2 pupae reared from larvae; same loc. and date as holotype. Finse near Blåisen, 9–10 1979, leg. P. Ottesen, 1 brachypterous female. Mjölkedöla, Jotunheimen, 12–8 1981, leg. G. A. Halvorsen, 1 intersex reared from pupa, 1 male with damaged hypopygium.

Diagnosis: The male is characterized by having Y-shaped tergal bands, a gently rounded posterior margin of tergite IX, reduced anal point, moderately extended laterosternites with minute setae, massive gonocoxites, and weakly curved gonostyli. See remarks for the female.

Etymology: The species is named after professor Ole A. Saether, Bergen, who previously studied the population at Finse.

Description

Male imago (n = 10 unless otherwise stated)

Total length 4.03–5.03 mm. Wing length/width 2.64–3.06/0.87–1.18 (n = 8) mm. Total length/wing length 1.32–1.91. Wing length/length of profemur 1.59–2.02.

Antenna: Length/width of pedicel 42–54/78–90 μm. Length/width of flagellomeres (μm): 105–131/31–42, 39–57/29–37, 31–45/29–36, 26–38/29–35, 24–39/30–36, 22–33/31–37, 31–43/37–45, 85–123/39–45. AR 0.24–0.34. Adjacent flagellomeres often partially fused. Scape and pedicel usually without setae. Flagellomeres 1–7 respectively with setae: 3–8, 1–3, 1–4, 0–2, 1–2, 1–2, 3–6. Ultimate flagellomere with 1–5 strong setae and 1–2 weak apical setae. Longest antennal seta 60–79 μm long.

Head: Coronal suture weak, reaching frontal sensilla or completely reduced. Frontal sensilla 147–174 μm apart, situated 50–62 μm from apex of frontal protrusion. Temporal setae 13–21, including 2–6 postorbitals, 9–15 verticals, and 0–1 orbitals; frontal setae absent. Clypeus length/width

73–97/123–174 μm, with 2–4 setae. Length/width of palpal segments (μm): 29–45/32–54, 39–58/47–58, 89–116/39–54, 67–90/37–57, 94–126/31–39. Palpal stoutness 1.74–2.00.

Thorax: Antepronotum reaching or almost reaching scutal projection, with 9–18 lateral setae. Dorsocentrals 7–14, acrostichals absent, prealars 3–6; epimeron II with 0–4 weak setae, preepisternum II without setae.

Wing: VR 0.89–0.99. Microtrichia of wing membrane visible at 40–100X magnification. Brachiolum with 2–4 weak setae distally and 1 strong seta basally; R with 4–9 setae, R_1 with 4–9, R_{4+5} with 6–12 setae. Alula without setae. Squama with 14–24 setae. Subcosta with 1–4 sensilla campaniformia, R_1 with 1–4, R_{2+3} with 1–2, R_{4+5} with 1–7 sensilla campaniformia.

Legs: Spur of front tibia 31–42 μm long, spurs of middle tibia 39–47 μm and 35–45 μm, spurs of hind tibia 52–72 μm and 28–42 μm long; spur of front tibia occasionally bifid. Width at apex of front tibia 76–99 μm, of middle tibia 79–110 μm, of hind tibia 94–126 μm. Comb on hind tibia with 16–25 setae, longest seta 52–66 μm, shortest seta 29–49 μm long (n = 8). Each leg with 2 apical pseudospurs (often weak) on ta_{1-3} respectively. Preapical pseudospurs on ta_{1-3} respectively: 0, 0, 0 on p_1; 5–16, 0–6, 0–2 on p_2; 11–33, 2–10, 0–2 on p_3. Sensilla chaetica 1–41 distributed from 0.14–0.74 to 0.72–0.75 of posterior ta_1. ta_5 slightly enlarged distally. Claws of posttarsus pointed with 1–2 serrations. Pulvilli small.

Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	1456–1690	1508–1768	910–1207	396–520	186–285	68–100	110–131
p_2	1625–1859	1352–1625	598– 741	264–343	148–201	79– 92	100–136
p_3	1625–1976	1521–1859	884–1066	433–611	211–275	84–102	115–136

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.57–0.67	4.24–5.20	2.86–3.55	1.2–1.6
p_2	0.42–0.47	5.47–6.36	4.44–5.36	1.1–1.5
p_3	0.54–0.63	4.37–5.12	3.27–3.97	1.2–2.3

Hypopygium (Figs. 1.7–9): Tergite IX with weak setae along posterior margin, margin gently rounded, tergal bands roughly Y-shaped; anal point not visible in dorsal view. Laterosternite well produced beyond posterior margin of tergite IX, obliquely truncate on medial margin, and bearing very short setae; length ratio of laterosternite to gonocoxite (n = 15) 0.65–0.73, mean value 0.69. Gonocoxite massive, inner side densely covered with microtrichia and short setae, volsella with setae and microtrichia. Gonostylus weakly curved with 3–5 apical teeth and subterminal peg. HR 1.40–2.11. HV 1.46–2.00.

Female imago (n = 5 unless otherwise stated)

Total length 4.23–4.42 mm. Wing length/width 0.53–3.35/0.3–1.26 mm. Total length/wing length 1.38–7.93. Wing length/length of profemur 0.59–2.87.

Antenna (Fig. 4.6): Length/width of pedicel 40–71/73–88 μm. Length/width of flagellomeres (μm): 96–188/31–36, 37–83/28–31, 34–72/28–31, 29–56/28–33, 30–53/29–38, 32–59/36–38, 85–196/37–43. AR 0.22–0.30. Scape and pedicel without setae. Flagellomeres 1–6 respectively with setae: 2–7, 1–3, 1–3, 1–2, 2–3, 3–4. Ultimate flagellomere with 3–5 strong setae and 2 weak apical setae. Longest antennal seta 52–117 μm.

Head (Fig. 4.6): Coronal suture and triangle faint or completely reduced. Frontal sensilla 137–173 μm apart, situated 49–57 μm from apex of poorly developed frontal protrusions. Temporal setae 19–24, including 5–7 postorbitals, 10–15 verticals, 0–4 orbitals; frontal setae absent. Clypeus length/width 75–133/97–177 μm, with 4–6 setae; labrum well sclerotized. Length/width of palpal segments (μm): 27–38/33–48, 34–52/40–45, 69–100/47–53, 53–79/36–45, 82–114/29–39. Palpal stoutness 1.47–2.16. Palpal segment 1 occasionally with 1 seta.

Thorax (Fig. 4.5): In brachypterous individuals modified and very weakly sclerotized. In macropterous individuals more like in Fig. 4.1. Antepronotals 8–14. Dorsocentrals 11–13, acrostichals absent,

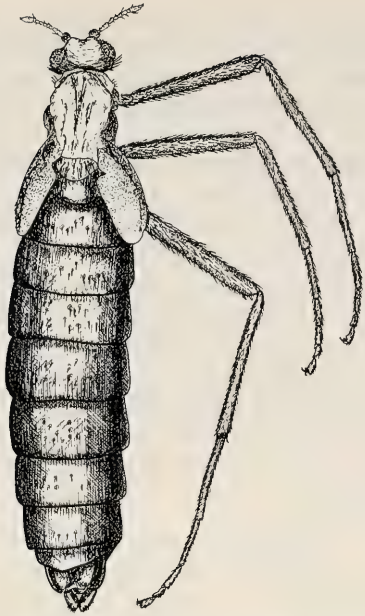


Fig. 6. *D. saetheri* spec. nov., brachypterous female.

prealars 3–8; epimeron II with 0–2 weak setae, preepisternum II without setae. Scutellars 22–36.

Wing (Fig. 4.4): General outline as in Fig. 4.3 or strongly reduced. VR (n = 2) 0.94. Reduced wing with ill defined vein pattern. Microtrichia of normal wing membrane visible at about 100X magnification, reduced wing very densely covered over entire surface. Brachiolum with 2–3 setae distally, R with 5–7 setae, R_1 with 6–11, R_{4+5} with 6–15 setae. Alula without setae. Squama with 22–26 setae, in brachypterous individual only 1 seta. Subcosta with 2 sensilla campaniformia, R_1 with 2–3, R_{2+3} with 2, R_{4+5} with 2–4 sensilla campaniformia. Reduced wing nearly devoid of marginal setae.

Legs: Spur of front tibia 29–33 μm long, spurs of middle tibia 34–45 μm and 32–39 μm, spurs of hind tibia 67–83 μm and 31–45 μm long. Comb on hind tibia with 20–23 setae, longest seta 47–68 μm, shortest seta 30–32 μm long. Width at apex of front tibia 56–93 μm, of middle tibia 58–79 μm, of hind tibia 86–106 μm. Each leg with 2 apical pseudospurs (may be very weak) on ta_{1-3} respectively. Preapical pseudospurs on ta_{1-3} respectively: 0, 0, 0 on p_1; 8–13, 1–3, 0–2 (n = 3) on p_2; 19–26, 6–9, 0–4 (n = 4) on p_3. Sensilla chaetica 54–61 distributed from 0.16–0.17 to 0.73–0.77 of posterior ta_1 in macropterous individuals (n = 4), in brachypterous individual (n = 1) 11 sensilla chaetica distributed from 0.27 to 0.69. ta_5 slightly enlarged distally. Pulvilli small.

Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	897–1313	897–1365	544–871	269–422	162–238	85–100	104–127
p_2	923–1259	806–1300	333–547	190–284	131–192	77– 96	100–125
p_3	1131–1560	1114–1473	591–903	343–578	170–365	84–106	104–144

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.61–0.65	3.75–4.12	2.91–3.30	1.2–2.2
p_2	0.40–0.46	4.54–5.16	4.58–5.19	1.2–2.2
p_3	0.57–0.61	3.36–4.17	3.21–3.63	1.0–1.8

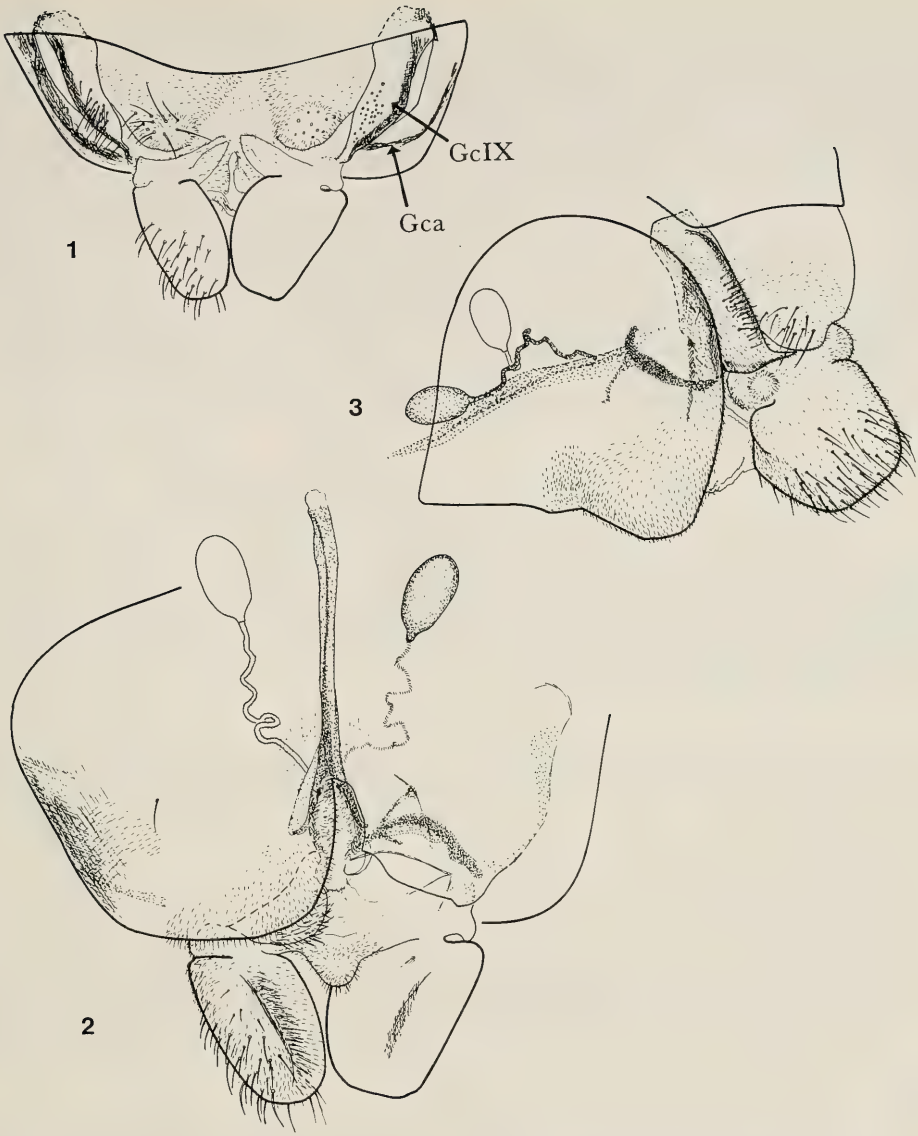


Fig. 7. *D. saetheri* spec. nov., female genitalia. 7.1 dorsal aspect, 7.2 ventral aspect, 7.3 lateral aspect (Gca = gonocoxapodeme).

Genitalia (Fig. 7): Sternum VIII with 0–1 setae on each side. Gonocoxapodeme weak. Apodeme lobe with scattered microtrichia. Seminal capsules ovoid, slightly narrowed posteriad, with short but distinct neck; punctuation of surface visible at 500X magnification; length/width 81–89/39–45 μm. Spermathecal ducts winded with indistinct openings. Gonocoxite IX strongly sclerotized except at caudal apex, dorsal margin slightly protruding laterad, with 23–34 short setae (about 30–75 μm long). Tergite IX with 9–16 setae on each protrusion. Segment X slightly protruding posteriad (ventral view). Cerci trapezoid to rounded with conspicuous kneelike ventrolateral protrusion.

Remarks

Pagast's (1947) description of *D. davisi* from Swedish Lapland presumably refers to *D. saetheri* but he figured the hypopygium in a lateral position. Pagast also examined pupae collected at Finse and identified these to *D. davisi*. Saether (1968: fig. 17) figured the male hypopygium in a distorted mount. *D. saetheri* obviously is the same species as described by Makarchenko (1980) as *D. davisi*. Makarchenko (1980: fig. 1b) also reported wing reduction in males of *D. saetheri*. Wing reduction in an even more drastic form is here demonstrated in a female specimen. Morphological modifications accompanying wing reduction, such as the altered shape and weaker sclerotization of the thorax, have recently been discussed by Serra-Tosio (1974) and Hansen and Cook (1976) in studies of *D. steinboecki* Goetghebuer and *D. leona* Roback. One new observation is that the number of tarsal sensilla chaetica is drastically reduced in brachypterous females. I have observed this in specimens of *D. steinboecki* as well. The phenomenon might be a pleiotropic effect. An unusually high number of sensilla chaetica was found in two males of the material. This was probably caused by mermithid (Nematoda) parasitism (Saether and Galloway 1980), as infected larvae were found at the site.

Diamesa alpina Tokunaga sensu Makarchenko
(Fig. 2.1)

?*Diamesa alpina* Tokunaga 1936: 539–542, figs. 5, 6, 11, 20–23, 32 (description of male, female and pupa from Japan).

Diamesa alpina Tokunaga. Makarchenko 1980: 82–86, tab. 3, fig 3 (description of male imagines from Koryakskiy Range and Kamchatka Peninsula, USSR).

nec. *Diamesa alpina* (Goetghebuer). Sec. junior homonym.

Diagnosis: The male is characterized by having U-shaped tergal bands, anal point visible in dorsal view, and laterosternites extending beyond posterior margin of tergite IX. See remarks for the female.

Description

Male imago (n = 6 unless otherwise stated)

Total length (n = 5) 2.82–4.04 mm. Wing length/width 2.14–3.23/0.81–1.15 mm. Total length/wing length (n = 5) 1.20–1.31. Wing length/length of profemur 1.67–1.96.

Antenna (n = 4): Length/width of pedicel 39–48/69–84 μm. Length/width of flagellomeres (μm): 96–114/30–42, 39–48/25–33, 27–39/26–36, 27–39/27–36, 27–36/30–38, 24–36/30–38, 36–51/36–42, 111–135/39–45. AR 0.35–0.38. Scape without setae. Pedicel with 0–2 setae. Flagellomeres 1–7 respectively with setae: 5, 3, 2–3, 0–1, 1–2, 1–2, 5–6. Ultimate flagellomere with 3–4 strong setae and 2 weak apical setae. Longest antennal seta 72–90 μm long.

Head: Coronal suture complete or incomplete, 133–249 μm long. Frontal sensilla 132–190 μm apart, situated 48–86 μm from apex of frontal protrusion. Temporal setae 21–26, including 7–8 postorbitals, 13–18 verticals, 1–2 orbitals, and 0–1 frontal setae. Clypeus length/width 76–95/99–167 μm, with 2–3 setae. Length/width of palpal segments (μm) (n = 2): 24–38/30–38, 51–62/39–48, 90–110/45–52, 75–95/36–43, 105–133/35–39. Palpal stoutness 2.02–2.25.

Thorax: Antepronotum not reaching or just reaching scutal projection, with 7–14 lateral setae. Dorsocentrals 6–8, acrostichals absent, prealars 3–5; epimeron II with 0–2 weak setae, preepisternum II without setae. Scutellars 20–26.

Wing: VR 0.90–0.99. R_{2+3} occasionally fused with R_{4+5}. Microtrichia of wing membrane visible at about 100X magnification. Brachiolum with 1–3 setae distally, occasionally 1 seta medially, and 1 strong seta basally; R with 4–10 setae, R_1 with 4–7, R_{4+5} with 4–13 setae. Alula without setae. Squama with 11–23 setae. Subcosta with 2 sensilla campaniformia, R_1 with 2–4, R_{2+3} with 1–2, R_{4+5} with 2–4 sensilla campaniformia.

Legs: Spur of front tibia 23–57 μm long, spurs of midle tibia 38–45 μm and 30–43 μm, spurs of hind tibia 56–76 μm and 30–43 μm long. Width at apex of front tibia 56–81 μm, of middle tibia 53–94 μm, of hind tibia 71–110 μm. Comb on hind tibia with 17–21 setae, longest seta 41–67 μm, shortest seta 26–48 μm long. Each leg with 2 apical pseudospurs (may be weak) on ta_{1-3} respectively. Preapical pseudospurs on ta_{1-3} respectively: 0, 0, 0 on p_1; 7–9, 1–3, 0–2 on p_2; 12–23, 1–8, 0–2 on p_3. Sensilla chaetica 2–7 distributed from 0.26–0.76 to 0.71–0.82 of posterior ta_1. Claws of posttarsus pointed with 0–3 serrations. Pulvilli small.

Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	1093–1932	1164–1872	750–1117	354–523	203–314	83–120	102–135
p_2	1164–2053	1045–1750	510– 755	245–363	150–238	83–120	102–132
p_3	1259–2174	1235–2083	760–1208	413–634	215–315	87–131	113–145

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.60–0.64	3.96–4.60	3.01–3.41	1.1–1.4
p_2	0.43–0.49	4.69–5.73	4.33–5.03	1.1–1.5
p_3	0.60–0.64	3.93–4.50	3.28–3.52	1.2–1.5

Hypopygium (Fig. 2.1): Tergite IX with weak setae along margin, posterior margin partly straight to slightly rounded; tergal bands broad and distinctly U-shaped; anal point usually visible in dorsal view. Laterosternite extending beyond posterior margin of tergite IX, with weak setae; length ratio of laterosternite to gonocoxite 0.57–0.62. Volsella with microtrichia, with or without setae. Gonostylus weakly curved with 3–4 apical teeth and subterminal peg. (According to Makarchenko [1980], a peg may be missing.) HR 1.79–2.04. HV 1.53–1.78.

Remarks

This species obviously is very similar to *D. davisi.* My material originates from Glacier Bay, Alaska, and the male hypopygia of these specimens show the same characteristics as those described by Makarchenko (1980). The typical U-shape of the tergal bands apparently separates this species from *D. davisi.*

Provided that *D. alpina* in the sense of Makarchenko corresponds to *D. alpina* Tokunaga, this is the first record of this species from N. America. The female of *D. alpina* described by Tokunaga (1936) shows no indication of projections on the cercus. *Syndiamesa alpina* Goetghebuer (1941), a species described from the Alps, is listed by Thienemann (1954) and Fittkau and Reiss (1978) as *D. alpina.* The transfer of this taxon to *Diamesa* probably can be traced back to Janetschek (1949). (Reference not seen by author.)

Material studied

Alaska, Glacier Bay, Nunatak Creek, 12. 8. 1979, 2 males; Wolf Creek 13. 8. 1979, 4 males, A. Milner leg. In coll. British Museum (Nat. Hist.).

Diamesa sonorae spec. nov.

(Fig. 2.2)

Diamesa davisi Hansen and Cook 1976: 81–85, *pro parte, nec* Edwards 1933.

Type area: California, Sonora Pass.

Type material: Holotype male, Mono Co., Calif., nr. Sonora Pass, Elev. 8500′, 18-VII-68, R. A. Hellenthal. Paratypes, 2 females, same labelling as holotype. Types in coll. Dr. J. E. Sublette, Univ. S. Colorado, Pueblo, Colorado.

Diagnosis: The male is characterized by having U-shaped tergal bands and laterosternites not surpassing tergite IX caudally. Confer remarks for the female.

Etymology: The name refers to the collection site, Sonora Pass.

Description

Male imago (n = 1)

Total length not measurable. Wing length/width 2.00/0.71 mm. Wing length/length of profemur 1.71.

Antenna: Length/width of pedicel 36/63 μm. Length/width of flagellomeres (μm): 96/21, 42/23, 30/24, 24/24, 24/24, 21/24, 30/30, 93/45. AR 0.34. Scape and pedicel without setae. Flagellomeres 1–7 respectively with setae: 4, 2, 2, 0, 1, 0, 3. Ultimate flagellomere with 2 strong setae and 2 weak apical setae. Longest antennal seta 66 μm.

Head: Coronal suture complete, 148 μm long. Frontal sensilla 124 μm apart, situated 38 μm from apex of frontal protrusion. Temporal setae 17, including 8 postorbitals, 8 verticals, 0 orbitals, and 1 frontal seta. Clypeus without setae, length/width of clypeus 60/150 μm. Length/width of palpal segments (μm): 21/30, 42/27, 78/39, 69/33, 150/30. Palpal stoutness 2.30.

Thorax: Antepronotum just reaching scutal projection, with 5–6 lateral setae. Dorsocentrals 4–5, acrostichals absent, prealars 2, epimeron II with 2 setae, preepisternum II with 1 seta. Scutellars not countable.

Wing: VR 0.97. Microtrichia of wing membrane visible at about 100X magnification. Brachiolum with 1 seta distally, R with 4 setae, R_1 with 6, R_{4+5} with 5 setae. Alula without setae. Squama with 12 setae. Subcosta with 2 sensilla campaniformia, R_1 with 1, R_{2+3} with 1, R_{4+5} with 2 sensilla campaniformia.

Legs: Spur of front tibia 38 μm long, spurs of middle tibia 38 μm and 30 μm, spurs of hind tibia 59 μm and 31 μm long. Width at apex of front tibia 45 μm, of middle tibia 60 μm, of hind tibia 62 μm. Comb on hind tibia with 12 setae 48 μm to 31 μm long. Each leg with 2 apical pseudospurs on ta_{1-3} respectively. Preapical pseudospurs on ta_{1-3} respectively: 0, 0, 0 on p_1; 7, 1, 0, on p_2; 8, 3, 0 on p_3. Sensilla chaetica 5 distributed from 0.62 to 0.71 of posterior ta_1. Claws on posttarsus not serrated. Pulvilli visible at 300X magnification.

Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5	LR	BV	SV	BR
p_1	1164	1140	760	374	207	75	102	0.67	4.04	3.03	1.5
p_2	1116	1021	452	218	135	72	102	0.44	4.91	4.74	1.4
p_3	1235	1188	760	390	207	79	109	0.64	4.05	3.19	1.8

Hypopygium (Fig. 2.2): Tergite IX with a few very weak setae. Tergal band U-shaped. Anal point well developed, directed anteriad under tergite. Laterosternite not surpassing tergite IX in length, posterior margin parallel to margin of tergite, with very weak setae; length ratio of laterosternite to gonocoxite 0.50. Volsella with setae and microtrichia. Gonostylus only slightly curved, lateral margin almost straight; with 2 small apical teeth and subterminal peg. HR 2.19. HV not measurable.

Female imago (n = 2 unless otherwise stated)

Total length 3.26–3.62 mm. Wing length/width 2.54–3.23/0.94–1.09 mm. Total length/wing length 1.12–1.29. Wing length/length of profemur 2.37–2.41.

Antenna: Length/width (n = 1) of pedicel 45/78 μm. Length/width of flagellomeres (μm) (n = 1): 117/30, 48/27, 39/30, 30/29, 33/30, 39/36, 93/42. AR 0.31–0.38. Scape and pedicel without setae. Flagellomeres 1–6 respectively with setae: 4–5, 3–5, 1–2, 0–2, 1–2, 2–4. Ultimate flagellomere with 3–4 strong setae and 2 weak apical setae. Longest antennal seta 54–57 μm long.

Head: Coronal suture complete or incomplete, 114–129 μm long. Temporal setae 15–20, including 6 postorbitals, 5–10 verticals, 1–3 orbitals, and 1 frontal seta. Clypeus with 2–3 setae, length/width of clypeus 63–81/120–156 μm. Length/width of palpal segments (μm): 14–29/30–38, 57–67/33–38, 90–105/42–48, 76–81/30–33, 114–138/30–43. Palpal stoutness 2.41–2.50.

Thorax: Antepronotum nearly reaching scutal projection, with 7–9 lateral setae. Dorsocentrals 5–7, acrostichals absent, prealars 3–6, epimeron II with 1 seta, preepisternum II with 1 setae. Scutellars 21–32.

Wing: VR 0.94–0.96. Microtrichia of wing membrane visible at about 100X magnification. Brachiolum with 3–4 setae, R with 4–9 setae, R_1 with 4?–13, R_{4+5} with 8–12 setae. Alula without setae. Squama with 20–23 setae.

Subcosta with 2 sensilla campaniformia, R_1 with 2 (n = 1), R_{2+3} with 1, R_{4+5} with 2–3 sensilla campaniformia.

Legs: Spur of front tibia 29–33 μm long, spurs of middle tibia 43 μm and 33 μm, spurs of hind tibia 57–71 μm and 39–43 μm long. Width at apex of front tibia 57–62 μm, of middle tibia 57–71 μm, of hind tibia 78–100 μm. Comb on hind tibia with 16–19 setae 33–24 (n = 1) μm long. Each leg with 2 weak apical pseudospurs on ta_{1-3} respectively. Preapical pseudospurs on ta_{1-3} respectively: 0, 0, 0 on p_1; 6–8, 0–1, 0 on p_2; 11–22, 4–8, 0–1 on p_3. Sensilla chaetica 73–83 distributed from 0.14–0.17 to 0.75 of posterior ta_1. Pulvilli visible at about 250X magnification.

Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4
p_1	1154–1358	1090–1449	763– 957	351–460	200–252	76–95
p_2	1087–1389	1026–1268	467– 574	229–279	148–194	67–85
p_3	1208–1509	1177–1540	815–1042	452–581	219–279	76–85

	ta_5	LR	BV	SV	BR
p_1	105–129	0.66–0.70	3.97–4.02	2.81–2.93	1.7–2.0
p_2	95–109	0.45–0.46	4.79–4.85	4.52–4.63	1.6–1.8
p_3	110–133	0.68–0.69	3.73–3.79	2.93	1.2

Genitalia: Sternum VIII with 0–1 setae on each side. Gonocoxapodeme weak. Seminal capsules slightly narrowed anteriad with weak neck; punctuation of surface visible at 500X magnification; length/width 67–84/38–39 μm. Spermathecal ducts winded. Gonocoxite IX apparently fused with protrusion of tergite IX, with 8–18 setae. Tergite IX with 5 setae on each protrusion. Segment X and cerci as in *D. davisi.*

Remarks

D. sonorae shares an apomorphy with *D. alpina* in the U-shaped tergal bands of the male hypopygium. Another common feature is the relatively well developed anal point (this may be reduced occasionally). The female is not distinct from *D. davisi.*

Diamesa lupus spec. nov.

(Figs. 2.3–4.8)

Type area: Alaska, Glacier Bay, Wolf Creek.

Type material: Holotype male, Z. M. Bergen Type no. 83; Alaska: Glacier Bay, Wolf Creek, 12-VII-1979, S. Milner. Paratypes, 11 males, same labelling as holotype; Wolf Creek, Glacier Bay, National Monument, August 1980: 2 females, 1 female reared from pupa, 3 females reared from larva. Canada: Jasper-Banff area, 13. 9. 1957 L. Brundin, 10 males.

Holotype and 13 paratypes in Mus. Zool. Bergen, remaining paratypes in Brit. Mus. (Nat. Hist.), London.

Diagnosis: The male is characterized by Y-shaped tergal bands, a partly straight posterior margin of the tergite IX, reduced anal point; very extended laterosternites, divided into two parts by curved apodeme. Confer remarks for the female.

Etymology: The epithet is standing in apposition to the generic name and thus takes the meaning of: the wolf (associated with Wolf Creek) (from Latin lupus, wolf).

Description

Male imago (n = 10 unless otherwise stated)

Total length (n = 8) 2.20–3.84 mm. Wing length/width (n = 9) 1.16–3.14/0.62–1.21 mm. Total length/wing length 1.08–1.37. Wing length/length of profemur 1.83–2.05.

Antenna (n = 8): Length/width of pedicel 33–45/51–81 μm. Length/width of flagellomeres (μm): 69–111/24–42, 33–54/21–39, 27–39/21–33, 24–30/21–36, 21–30/21–36, 18–33/24–36, 27–42/27–42, 90–129/33–51. AR 0.35–0.43. Scape without setae. Pedicel usually without setae, occasionally with 2 (n = 1) setae. Flagellomeres 1–7 respectively with setae: 4–5, 2–5, 1–2, 0–2, 1–2, 0–2, 4–6. Ultimate flagellomere with 3–4 strong setae and 2 weak apical setae. Longest antennal seta 51–96 μm long.

Head: Coronal suture complete or incomplete, 78–190 μm long. Frontal sensilla 128–162 μm apart, situated 36–67 μm from apex of frontal protrusion. Temporal setae 15–28, including 4–10 postorbitals, 8–15 verticals, 0–2 orbitals, and 0–5 frontal setae. Clypeus length/width 57–114/110–180 μm, with 2–4 setae. Length/width of palpal segments (μm) (n = 6): 21–36/24–42, 45–57/27–42, 63–114/30–51, 75–96/27–48, 90–150/30–42. Palpal stoutness 2.28–2.53. Palpal segment 1 occasionally with 1 seta.

Thorax: Antepronotum not reaching or just reaching scutal projection, with 5–12 lateral and occasionally 1 dorsal setae. Dorsocentrals 5–8, acrostichals absent, prealars 1–4; epimeron II with 1–3 setae, preepisternum II without setae. Scutellars 11–21.

Wing: VR 0.93–0.99. R_{2+3} occasionally fused with R_{4+5}. Microtrichia of wing membrane visible at 50–100× magnification. Brachiolum with 1–3 setae distally, 0–1 medially, and 1 strong seta basally; R

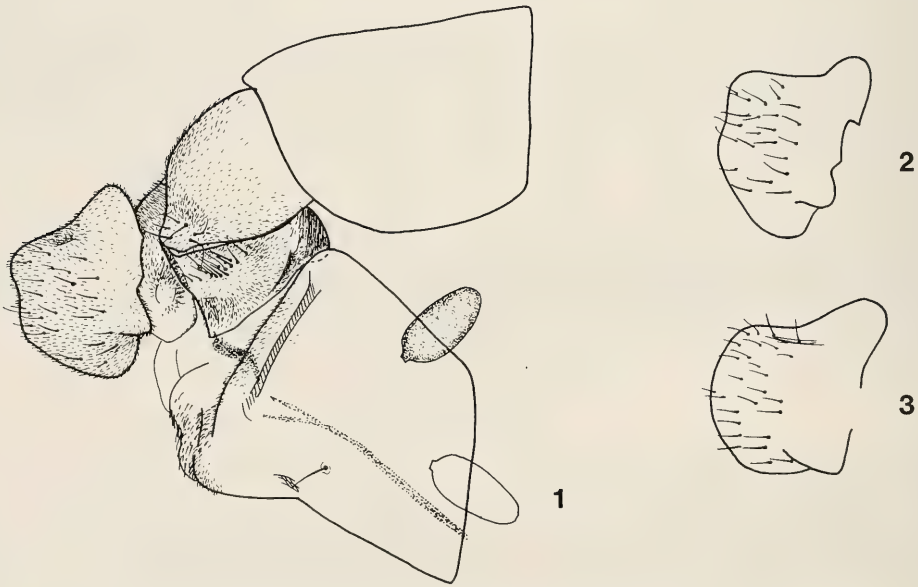


Fig. 8. *D. lupus* spec. nov., female genitalia. 8.1 lateral aspect, 8.2–3 variation of cerci.

(n = 9) with 0–7 setae, R_1 with 6–12, R_{4+5} with 3–7 setae. Alula without setae. Squama with 12–29 setae. Subcosta with 2–3 sensilla campaniformia, R_1 with 2–4, R_{2+3} with 1, R_{4+5} with 1–4 sensilla campaniformia.

Legs: Spur of front tibia 24–49 μm long, spurs of middle tibia 21–48 μm and 16–43 μm, spurs of hind tibia 33–76 μm and 24–43 μm long. Width at apex of front tibia 45–72 μm, of middle tibia 38–72 μm, of hind tibia 52–95 μm. Comb on hind tibia with 12–19 setae, longest seta 28–64 μm, shortest seta 24–41 μm long. Each leg with 2 apical pseudospurs (often very weak) on ta_{1-3} respectively. Preapical pseudospurs on ta_{1-3} respectively: 0, 0, 0 on p_1; 4–10, 0–4, 0–3 on p_2; 9–22, 4–6, 0–2 on p_3. Sensilla chaetica (n = 5) 3–6 distributed from 0.60–0.75 to 0.68–0.80 of posterior ta_1. Claws of posttarsus pointed with 1–3 very weak serrations. Pulvilli visible at about 300× magnification.

Lengths (micrometers) and proportions of legs:

	fe	ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5
p_1	751–1720	787–1690	545–1026	244–521	147–303	57–119	90–135
p_2	760–1811	694–1636	324– 760	162–373	113–230	53– 98	71–129
p_3	854–1932	826–1781	518–1116	278–594	139–310	53–110	71–139

	LR	BV	SV	BR
p_1	0.60–0.69	3.71–4.23	2.82–3.33	1.1–1.7
p_2	0.46–0.50	4.30–5.04	4.22–4.64	1.1–1.4
p_3	0.61–0.66	3.57–4.28	3.07–3.39	1.2–1.7

Hypopygium (Figs. 2.3–4): Tergite with posterior margin gently rounded to partly straight, tergal bands Y-shaped, anal point apparently completely reduced. Laterosternite very extended, divided into two parts by curved apodeme, ventrocaudal part more weakly sclerotized than rest of hypopygium, with weak setae and microtrichia arranged in groups; length ratio of laterosternite to gonocoxite 0.74–0.90. Volsella with dense microtrichia, apparently without setae. Gonostylus curved, narrowed about 0.5 from base, with 2–5 apical teeth and subterminal peg. HR 1.52–1.89. HV 1.49–1.88.

Female imago

Genitalia (Fig. 8): Gonocoxapodeme weak. Seminal capsules ovoid to conspicuously oblong. Gonocoxite poorly delineated from tergite IX, with 12–19 setae near dorsal margin. Tergite IX with 4–8 setae on each protrusion. Cerci with weakly sclerotized dorsal projection near base and small ventrolateral, kneelike protrusion. Other characters about as in *D. serratosioi.*

Remarks

D. lupus would key out to *D. amplexivirilia* in the key to Nearctic males of *Diamesa* given by Hansen and Cook (1976). The hypopygium, however, is quite distinct from both *D. davisi* and *D. amplexivirilia.* The female genitalia are most similar to those of *D. serratosioi,* differing in the more developed dorsal projection of the cerci.

D. lupus is presently known only from Glacier Bay, Alaska, and the Jasper-Banff area, Alberta, Canada.

Phenology and temporal variation

In a study of *Diamesa* larvae (*D. valkanovi* Saeth. and *D. saetheri* [as *D. davisi*]) in a glacier brook at Finse, Norway, Saether (1968) found that larvae in the upper reaches needed two years to reach full maturity, whereas larvae further downstream completed their life cycle in only one year. The length of the life cycle was regarded as a function of temperature and the duration of the ice free period.

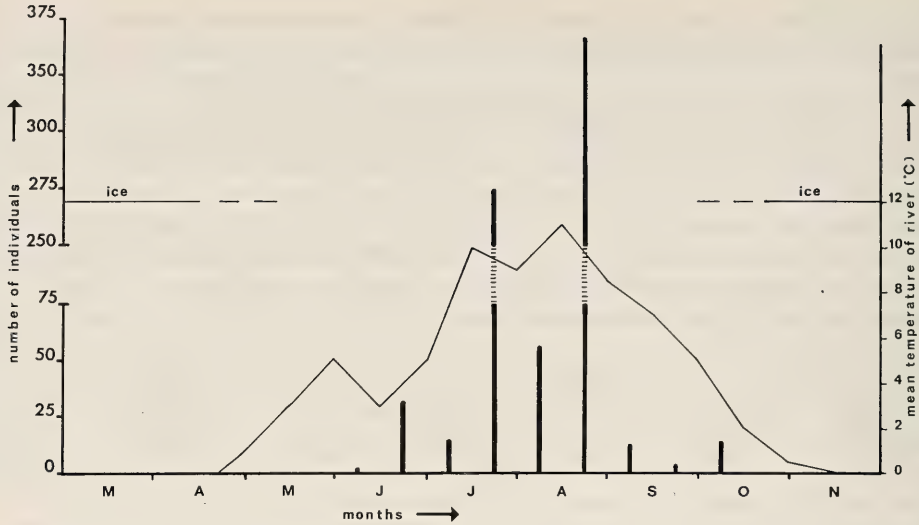


Fig. 9. Light trap catches per week of male *D. serratosioi* spec. nov. (bars) and mean temperature (curve) in the river Ekso at Ekse, W. Norway, 1976.

At Ekse in W. Norway *D. serratosioi* emerges throughout most of the ice free period (perhaps even in winter) and thus exhibits a rather asynchronous eclosion pattern. Figure 9 shows the number of males of this species caught in a light trap at Ekse in 1976. Remembering the limitations of the light trap as a quantitative sampling device, we can still accept the histogram in the figure as a crude reflection of the true emergence pattern of the species at this particular site. When superimposed, the curve for the mean temperature of the river (data from Andersen et al. 1978) shows a fairly good congruence with the emergence pattern. Thus, emergence seems to follow fluctuations of the mean temperature. Moreover, the phase delay between temperature peaks and maxima of catch is longer early in the season than later in the summer. This may reflect a slower development at lower temperatures. Individuals emerging in June most likely represent overwintering larvae with a life cycle of approximately one year. These individuals give rise to a succeeding generation of which the larger part probably emerges the same season.

The duration of life cycles has important implications for taxonomic work. Edmondson (1971: 155, with reference to manuscript by Cooper) states: "At colder temperatures animals will remain in the fourth instar and grow larger before pupation." As can be seen from Fig. 10, the body size (measured as the length of the gonocoxite) in males of *D. serratosioi* gradually declines throughout the summer season. This probably is a cumulative effect of temperature. Increased temperature will speed up the metabolic rate in the larvae and thus shorten the time of development. It is perfectly clear, therefore, that caution must be observed when size and size-related characters are used as taxonomical units.

A full analysis of temporal variation is beyond the scope of this study. However, it has been observed that the leg ratio (LR) generally is lower in individuals caught at the beginning of the summer (Tab. I). The leg ratio may to a certain extent be correlated with body size, but according to Lindeberg (1967) the matter is even more complicated. An instructive study of temporal variation in *Constempellina brevicosta* (Edw.) has been published by Grimås and Wiederholm (1979).

Tab. I: Temporal variation of LR in male *Diamesa serratosioi* spec. nov.

Period	17.–30. 6. (n = 20)		15.–27. 7. (n = 12)		3.–31. 8. (n = 15)	
	$\bar{x}$	range	$\bar{x}$	range	$\bar{x}$	range
p_1	0.60	0.58–0.63	0.64	0.61–0.66	0.64	0.59–0.67
p_3	0.60	0.58–0.63	0.63	0.61–0.66	0.63	0.50–0.67

Comparison of D. serratosioi and D. saetheri

Temporal variation of the kind described above may be a serious obstacle when evaluating taxonomic differences, especially when small samples of specimens are available. An obvious methodological implication of such variation is that the values of measurements given in descriptions must be critically used. This is certainly the case even if large samples are compared. A biometric comparison of *D. serratosioi* and *D. saetheri* apparently would yield a number of non-overlapping characters if based exclusively on material collected in August (conf. Fig. 10). However, when material from the whole season is considered most meristic characters and measurements intergrade.

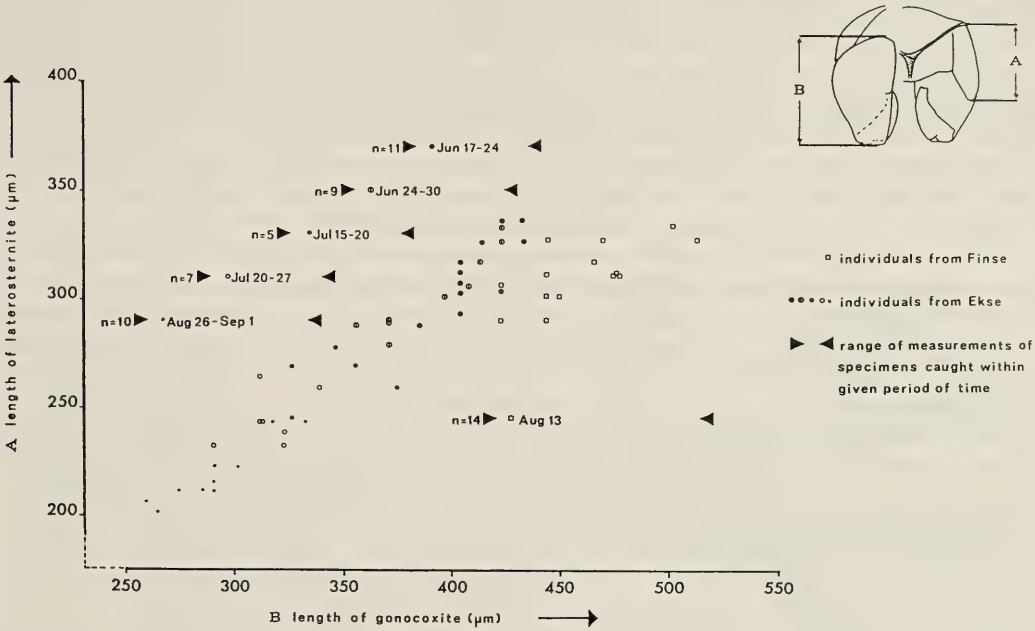


Fig. 10. Temporal variation of "body size" (measurements as figured) in *D. serratosioi* spec. nov. (circles and dots). Squares represent measurements of *D. saetheri* spec. nov., collected at Finse.

From what has already been mentioned about life cycles and size it would seem as a very plausible explanation that *D. saetheri* simply is a large *D. serratosioi.* The different shapes of the male hypopygia could be an allometric phenomenon. Linear regression analysis of the data (Fig. 10) for *D. serratosioi* gives the regression line $y = 0.77\times +2.2$; with a correlation coefficient of 0.97, which indicates isometric growth of the laterosternite. The plot for *D. serratosioi* and *D. saetheri* combined cannot be properly fitted to a logarithmic regression line, which is the usual expression of allometric growth (Hennig 1966). I conclude therefore, that *D. serratosioi* and *D. saetheri* are morphologically distinguishable with the shape of the male genitalia, although measurements show some overlap.

Biogeography and species taxa

Udvardy (1969: 231) states: "Evolutionists want to trace the geographic history of groups within their field of interest, and their use of distribution cues is here fully justified; they are obliged to use the accepted taxa because they have no other nomenclatorial means at their disposal. But since not all zoo-

geographers are evolutionists or taxonomists, the general recommendation stands that zoogeographical research should be based on the distribution of species or on species areas." UDVARDY writes further: "In summary the higher taxa are abstractions, compromises between the wishful thinking of the evolutionist and the practical need of the systematist and the nomenclator." Although this was written some years ago it expresses the common notion that the species is the only natural taxon. But what is a species? Most biologists consider species as more or less distinct units of nature with an existence independent of man's ability to perceive them. Most biologists would also agree that the general properties of species are that they constitute reproductive communities, ecological units, and genetic units (MAYR 1963: 12). But what, for instance is a reproductive community? Disregarding the risk of being caught in a net of tautologies by this sort of reasoning, the question may be answered in terms of evolutionary process and isolation mechanisms: "Species level is reached when the process of speciation has become irreversible, even if some of the secondary isolation mechanisms have not yet reached perfection" (MAYR 1963: 18). The problem of the taxonomist is to recognize species. Within this narrow perspective the task would be to make judgements about whether or not the process of speciation has become irreversible and to evaluate the efficiency of secondary isolation mechanisms.

Much energy has been used in disputes about whether species are real entities or man-made abstractions. Necessarily they are both parts. Because it is a question of recognizing and defining presumed natural entities, the meaning signified by the word 'species' must have a nominalistic connotation.

HENNIG (1966: 69) writes: "Thus delineation of the living genetic species is a long-continued operation, which has advanced to very different levels in the different groups of animals. In many groups there are still numerous "species" of which no more is known than the morphological characters given in the original description. In other groups the process of approaching a complete delineation of the genetic species and their intraspecific make-up is well advanced, because it was necessary to employ the whole apparatus of the most refined experimental and statistical methods. In either case the ultimate objective is the genetic species concept." Clearly, what we deal with as species are frequently not well defined reproductive communities, but samples of presumed reproductive communities (or evolutionary units), in many cases simply typological kinds. The species taxa, thus, are hypotheses that, due to incompleteness of data at the time the taxon is erected, often run the risk of being rejected. From a purely nomenclatorial aspect the species may be synonymised or subject to splitting. No matter what species concept a biologist claims to use, the different species identified will be products of different and unequal sets of conditions. Included in these conditions are application of method, evaluation of data according to the perspective of the problem, and not least personal opinions about what is sufficiently distinct to be assigned to the species category. In this sense the species taxon is no less apt to be influenced by "wishful thinking and the practical need of the systematist" than higher taxa.

MAYR (1963: 14) defines a taxon as follows: "A taxon is a taxonomic group of any rank that is sufficiently distinct to be worthy of being assigned to a definite category" ... "An essensialist (typological) definition is satisfactory and sufficient at the level of the higher taxa. It is, however, irrelevant and misleading to define species in an essensialistic way because the species is not defined by intrinsic, but by relational properties." Obviously, some relational facet is inevitable in the definition of a taxon, no matter whether we define it "biologically" or typologically. A taxon with feathers cannot be defined without reference to those groups that don't have feathers.

The biological species concept embodies no criteria of morphological differentiation. If we accept that the degree of morphological difference between natural populations is a by-product of the genetic divergence resulting from reproductive isolation, how do we decide when a population is sufficiently distinct to be recognized as a taxonomic group worthy of being assigned to a definite category? Even prominent advocates of the biological species concept may be tempted by typological thinking; e. g. MAYR's (p. 424) definition of a superspecies: "A monophyletic group of entirely or essentially allopatric species that are either morphologically too different to be included in a single species or demonstrate their reproductive isolation in a zone of contact."

Elsewhere Mayr proposes numerical indices to measure degrees of difference as guides for taking

sound taxonomic decisions. Such indices are no less typological than similarity indices are for measuring relationships between taxa.

I agree in principle with Rosen (1978) that "a species is a unit of taxonomic convenience and that the population, in the sense of a geographically constricted group of individuals with some unique apomorphous character, is the unit of evolutionary significance". There is certainly a possibility of misjudging the actual or potential gene flow between given populations when taxonomic decisions are made. Moreover, it would be unjustified to conceal the practical difficulties in delineating monophyletic groups in aggregates of closely related species (Brundin 1972). However, if monophyly can be demonstrated and made testable by new data the question whether populations are sufficiently distinct to be recognized as taxa seems irrelevant. Provided that we deal with sister groups, each with some apomorphous feature, the point is that they have differentiated and may provide information with respect to the relationship of their area to other areas.

Thus, biogeographical research should be based not only on the distribution of species, but on monophyletic groups in the sense of Hennig (1966), no matter what rank or category these units are given in classifications.

Relationships within the davisi group

The phylogenetic relationships within the group is attempted assessed by means of the following trends and scheme of argumentation (Fig. 11) (a = apomorphous, p = plesiomorphous).

Trend 1 Laterosternite not extending beyond margin of T IX (a), laterosternite extending beyond T IX (p).

Trend 2 Setae not present on preepisternum II (a), setae usually present on preepisternum (p).

Trend 3 Tergal bands of male U-shaped (a), tergal bands Y-shaped (p).

Trend 4 Anal point inconspicuous (a), anal point usually discernable (p).

Trend 5 Ventrolateral knee-like protrusion on female cercus reduced (a), protrusion present (p).

Trend 6 Male gonocoxite as broad as, or broader than length of gonostylus (a) (refers to undistorted mounts); male gonocoxite narrower than length of gonostylus (p).

Trend 7 Male laterosternite with mesal margin obliquely cut and setae strongly reduced (a); mesal margin more parallel to longitudinal axis, setae usually well developed (p).

Trend 8 Gonostylus constricted at about 0.5–0.7 and more or less strongly bent, volsella without distinct setae (a); gonostylus more evenly tapering distad and less curved, volsella usually with distinct setae (p).

Trend 9 Gonostylus very strongly bent and expanding distad, pupa with 2 setae in front of the thoracic horn (a); gonostylus less strongly bent and narrowing distad, pupa with 3 setae in front of the thoracic horn (p).

Trend 10 Laterosternite very weakly sclerotized distally and with distinct curved apodeme, anal point, if present, very weak and hyaline (a); laterosternite well sclerotized and without such apodeme, anal point relatively well developed (p).

Trend 11 Abrupt constriction and bend at about 0.5 of male gonostylus (a); constriction not abrupt, bend weaker and slightly more distad (p).

Trend 12 Laterosternites held tight to the gonocoxite or slightly directed mesad (a), laterosternites slightly directed laterad (p).

Trends 13 Male hypopygium with extended laterosternites (secondarily reduced in *D. sonorae),* gonostylus with apical serrations, male antenna reduced to 8 flagellomeres, female genitalia without projection on gonocoxite and practically devoid of setae on tergite and sternite VIII (a); male hypopygium without extended laterosternites, gonostylus without apical serrations, male antenna with more than 8 flagellomeres, female genitalia with projection on gonocoxite and setae on tergite and sternite VIII (p).

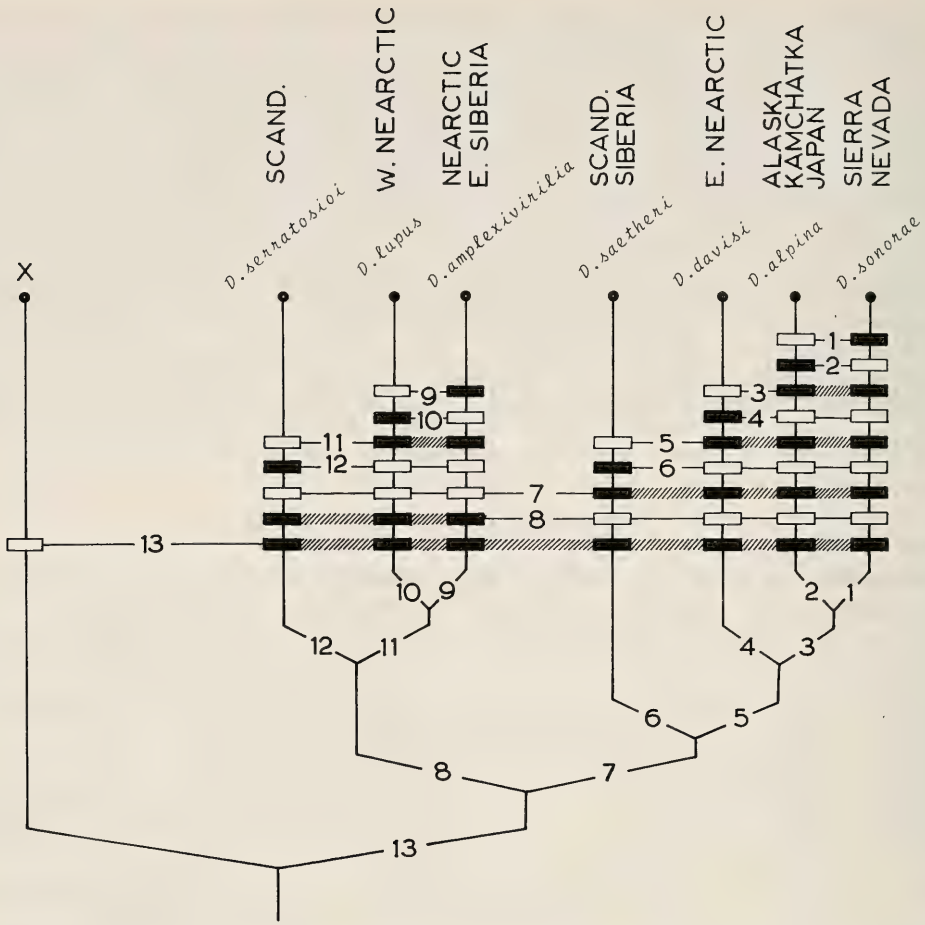


Fig. 11. Scheme of argumentation outlining the apparent phylogenetic relationships within the *D. davisi* group.

Trends number 2 and 4 are parallel reductions and thus not very strong arguments. Unless trend 5 is interpreted as a reduction, it will be in conflict with trend 7. It could be thought of as going in the opposite direction. Trend 9 is in part based on Makarchenko's description of the pupa of *D. amplexivirilia* (Makarchenko 1981). It is not clear whether the anteriormost precorneal seta is completely reduced or just displaced anteriad. The latter trend is seen in several other species of *Diamesa*. Knowledge of the female of *D. amplexivirilia* will be a test to the hypothesized relationship between this species and *D. lupus*.

Extrinsic relationships

Kownacki (1980) places the *davisi* group as a subgroup of the *D. steinboecki* group. There seem to be no clear synapomorphies holding the *D. steinboecki* group as monophyletic. In the *D. cinerella* group, which is certainly monophyletic, there are two species with male antennae reduced to 8 flagel-

lomeres, showing that antennal reduction must have taken place independently in different monophyletic groups of *Diamesa*. Ongoing studies of females of *Diamesa* have revealed that the most probable sister group of the *davisi* group is *D. nivicavernicola* Hansen (female to be described elsewhere). The female of this species is very close to females of the *davisi* group in overall similarity, but a clear synapomorphy with the *davisi* group is seen in the dorsal position of the setae on the gonocoxite. No other *Diamesa* are known to have this character. The male of *D. nivicavernicola* has antennae with the number of flagellomeres reduced to 10 or 11. This may be thought of as a transitional stage from the normal number which is 13. Saether (1968) discussed antennal reductions in *Diamesa* and regarded this and accompanying morphological features as adaptions to high altitude habitats. The relationship between *D. nivicavernicola* and the *davisi* group is strong support to the conclusions arrived at by Saether.

Further relationships of the *davisi* group cannot be properly inferred until the females of the Nearctic species are better known. It seems probable, though, that the sister group of *D. nivicavernicola* and the *davisi* group is to be found among Nearctic species. A relatively strongly divided tergite IX occurs in species like *D. sommermani* Hansen and *D. heteropus* (Coquillett). Seminal capsules with a relatively short neck are seen both in *D. sommermani* and in a presently unidentified species from the Nearctic.

Distributional patterns of the davisi group

As indicated under the descriptions, distributional data for the members of the *davisi* group are presently scarce and probably will remain so for some time. Nevertheless, there is no reason to refrain from biogeographic inquiry. "What is important is not the degree of completeness per se, but what the data, however scanty they might be, suggest about the distribution of a species or group" (Nelson and Platnick 1981: 382).

The pattern shown by *D. sonorae, D. alpina,* and *D. davisi* is an indication of east-west vicariance which seems to be common in many genera of Nearctic chironomids. The populations in the Sierra Nevada and in White Mts. apparently are left behind by the withdrawal of the Pleistocene glaciers. While this resulted in subsequent differentiation in the west *(D. alpina – D. sonorae),* the population of *D. davisi* in the White Mts. remains undifferentiated from the rest of the population in the northern areas. The records of *D. davisi* from Greenland (Thienemann 1942) has not later been confirmed. It seems likely though, that they actually refer to *D. davisi* in the sense of Edwards.

D. alpina is distributed over the mountain ranges surrounding the northern Pacific Ocean. Provided that *D. alpina* in the sense of Makarchenko (1980) is co-specific with *D. alpina* Tokunaga, it extends as far south as to Japan in the E. Palaearctic. Its sister group, *D. sonorae,* may be an endemic of the Sierra Nevada. If so, it supports the theory (Elgmork and Saether 1970, Serra-Tosio 1973, Kownacki 1980) that isolation of populations in mountain areas during periods of warmer climate is the usual reason for the extensive speciation in *Diamesa. D. alpina* and *D. sonorae* combined show a distribution which coarsely coincides with the range of the East-Palaearctic and West-Nearctic representatives of the genus *Polycelis* (Tricladida) (Ball 1975) and probably reflects the pattern of an ancient biota. The coastal mountain ranges of the W. Nearctic is the only area that *D. nivicavernicola* has been recorded from (Hansen and Cook 1976).

The pattern shown by members of the *davisi* group is of particular interest with respect to Beringia. *D. saetheri,* which occurs in Scandinavia, has been found as far east as to the Chukotskii Peninsula. It seems probable that this distribution is the result of dispersal east after the disappearance of a barrier that once existed further west than the Bering Strait. This assumption is supported by the semicircular distribution shown by *D. alpina,* by the vicariance pattern shown by the European species of the group, and also by the distribution of *D. amplexivirilia* which covers most of the Nearctic but stops in the Kolyma area of the USSR. According to Matthews (1979) geological evidence indicates that some

kind of Asian-Alaskan land connection lasted from the late Cretaceous until the Pliocene. The primary barrier to Eurasian-Asiamerican faunal exchange at least up to the early Tertiary probably was the Turgay Strait.

It is evident that the periods of glacial advances, in which Beringia was dry land, must have had an expanding effect on the original distribution of the *davisi* group. Whether the sequences of phylogenetic differentiation can be correlated with certain palaeogeographical events, of Pleistocene or earlier date, depends on the demonstration of similar relationships for other monophyletic groups.

Acknowledgements

I am much indebted to L. Brundin, Stockholm, E. F. Cook, St. Paul, P. S. Cranston, London, D. R. Oliver, Ottawa, P. Ottesen, Oslo, F. Reiss, Munich, and J. E. Sublette, Pueblo for providing me with relevant material. L. Brundin, P. S. Cranston, G. A. Halvorsen and O. A. Saether, both Bergen, B. Serra-Tosio, Grenoble, J. E. Sublette, and T. Wiederholm, Uppsala, read and commented on parts of various draft manuscripts. This study was financially supported by the Norwegian research council NAVF and the University of Bergen.

Literature

AAGAARD, K. 1978: The Chironomidae of the exposed zone of Övre Heimdalsvatn. – Holarctic Ecology **1:** 261–265

ANDERSEN, T., FJELLHEIM, A., LARSEN, R., and OTTO, C. 1978: Relative abundance and flight periods of Ephemeroptera, Plecoptera, and Trichoptera in a regulated West Norwegian river. – Norw. J. Ent. **25:** 139–144

BALL, I. R. 1975: Nature and formulation of biogeographical hypotheses. – Syst. Zool. **24:** 407–430

BRUNDIN, L. 1972: Phylogenetics and biogeography. – Syst. Zool. **21:** 69–79

DOUGHMAN, J. S. 1983: A guide to the larvae of the Nearctic Diamesinae (Diptera: Chironomidae). The genera *Boreoheptagyia, Protanypus, Diamesa,* and *Pseudokiefferiella.* – U.S. Geol. Surv. Wat.-Resources Invest. Rep. 83-4006, Doraville. IV + 58 pp.

EDMONDSON, W. T. 1971: Instar analysis. In: Edmondson, W. T. and Winberg, G. G. (eds.). A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. IBP handbook no. 17. – Blackwell, Oxford. 358 pp.

EDWARDS, F. W. 1922: Results of the Oxford University Expedition to Spitzbergen, 1921. – Ann. Mag. nat. Hist. Ser. 9, **11:** 235–240

— — 1933: Oxford University Expedition to Hudson's Strait, 1931: Diptera Nematocera. With notes on some other species of the genus *Diamesa.* – Ann. Mag. nat. Hist. Ser. 10, **12:** 611–620

ELGMORK, K. & SAETHER, O. A. 1970: Distribution of invertebrates in a high mountain brook in the Colorado Rocky Mountains. – Univ. Colorado Stud. Ser. Biol. **31:** 1–55

FITTKAU, E. J. & REISS. F. 1978: Chironomidae. In: Illies, J. (ed.). Limnofauna Europaea. – Gustav Fischer Verlag, Stuttgart. 2nd edition. XVII + 532 pp.

GRIMÅS, U. & WIEDERHOLM, T. 1979: Biometry and biology of *Constempellina brevicosta* (Chironomidae) in a subarctic lake. – Holarctic Ecology 2, **2:** 119–124

GOETGHEBUER, M. 1941: Quelques Chironomides du Tyrol. – Bull. Mus. r. Hist. nat. Belg. **17** (37): 1–8

HANSEN, D. C. & COOK, E. F. 1976: The systematics and morphology of the Nearctic species of *Diamesa* Meigen, 1835 (Diptera: Chironomidae). – Mem. Am. Ent. Soc. **30:** 1–203

HENNIG, W. 1966: Phylogenetic systematics. – Univ. Illinois Press, Urbana. 1st edition. 263 pp.

JANETSCHEK, H. 1949: Tierische Successionen auf hochalpinem Neuland. Nach Untersuchungen am Hintereis-, Niederjoch-, und Gepatschferner in den Ötztaler Alpen. – Ber. naturw. med. Ver. Innsbruck **48, 49:** 1–215

KOWNACKI, A. 1980: Ecology and biogeography of the *Diamesa steinboecki* group. – Acta Univ. Carolinae Biol. 1978: 95–102

LINDEBERG, B. 1967: Sibling species delimitation in the *Tanytarsus lestagei* aggregate (Diptera, Chironomidae). – Ann. zool. fenn. **4:** 45–86

MAKARCHENKO, E. A. 1980: Novye i maloizvestnye vidy khironomid podsemeistva Diamesinae (Diptera, Chironomidae) dal'nego Vostoka SSSR. – Fauna presnyk vod dal'nego Vostoka; Vladivostok: 80–94

— — 1981: Taksonomiya i rasprostranenie nekotorykh vidov khironomid podsemeïstva Diamesinae (Diptera, Chironomidae) dal'nego Vostoka SSSR. – Bespozvonochnye zhivotnye v zkosistemakh lososteyykh rek dal'nego Vostoka, Vladivostok: 89–113

MATTHEWS, J. V. jr. 1979: Tertiary and quarternary environments: historical background for an analysis of the Canadian insect fauna. – Mem. ent. Soc. Can. **108:** 31–86

MAYR, E. 1976: Populations, species, and evolution. – Harvard Univ. Press, Cambridge. 5th edition. 453 pp.

NELSON, G. & PLATNICK, N. 1981: Systematics and biogeography. – Colombia Univ. Press, New York. 567 pp.

PAGAST, F. 1947: Systematik und Verbreitung der um die Gattung *Diamesa* gruppierten Chironomiden. – Arch. Hydrobiol. **41:** 435–596

ROSEN, D. E. 1978: Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. – Syst. Zool. **27:** 159–188

ROSSARO, B. 1980: Descriptions of some larvae of *Diamesa* genus and corrections to previous descriptions (Dipt., Chironomidae). – Arch. Hydrobiol. **90:** 298–308

SAETHER, O. A. 1968: Chironomids of the Finse area, Norway, with special reference to their distribution in a glacier brook. – Arch. Hydrobiol. **64:** 426–483

— — 1969: Some Nearctic Podonominae, Diamesinae, and Orthocladiinae (Diptera, Chironomidae). – Bull. Fish. Res. Bd Can. **170:** 1–154

— — 1980: Glossary of chironomid morphology terminology (Chironomidae: Diptera). – Ent. scand. Suppl. **14:** 1–51

SAETHER, O. A. & GALLOWAY, T. D. 1980: Sexual anomalies in Chironomini (Chironomidae: Diptera) from Lake Winnipeg, Manitoba, with observations on mermithid (Nematoda) parasites. – Acta Univ. Carolinae Biol. 1978: 193–211

SCHLEE, D. 1966: Präparation und Ermittlung von Meßwerten an Chironomiden (Diptera). – Gewäss. Abwäss. **41/42:** 169–193

— — 1968: Vergleichende Merkmalsanalyse zur Morphologie und Phylogenie der *Corynoneura*-Gruppe (Diptera: Chironomidae). Zugleich eine allgemeine Morphologie der Chironomiden-Imago (♂). – Stuttg. Beitr. Naturk. **180:** 1–150

SERRA-TOSIO, B. 1969: Les chironomides Diamesini de la collection Brundin (Diptera). – Ent. Tidskr. **90:** 203–209

— — 1971: Contribution à l'étude taxonomique, phylogénétique, biogéographique et écologique des Diamesini (Diptera, Chironomidae) d'Europe. – Thèse Univ. scient. med. Grenoble, T. I: 1–303, T. II: 304–462

— — 1973: Ecologie et biogéographie des Diamesini d'Europe (Diptera, Chironomidae). – Trav. Lab. Hydrobiol. Piscic. Univ. Grenoble **63:** 5–175

— — 1974: La mouche des glaciers *Diamesa steinboecki* Goetgh., insecte de montagne à ailes réduites (Diptera, Chironomidae). – Trav. Scient. Natn. Vanoise **7:** 117–138

— — 1983: Nouveaux Diamesinae de la Paléarctide méridionale et orientale (Diptera, Chironomidae). – Spixiana **6:** 1–26

STEFFAN, A. W. 1971: Chironomid (Diptera) biocoenoses in Scandinavian glacier brooks. – Can. Ent. **103:** 477–486

THIENEMANN, A. 1942: Lappländische Chironomiden und ihre Wohngewässer. – Arch. Hydrobiol. Suppl. **17:** 1–253

— — 1954: Chironomus. Leben, Verbreitung und wirtschaftliche Bedeutung der Chironomiden. – Binnengewässer **20:** 834 pp.

TOKUNAGA, M. 1936: Chironomidae from Japan (Diptera). IV Diamesinae. – Philipp. J. Sci. **59:** 525–552

UDVARDY, M. D. F. 1969: Dynamic zoogeography. – Van Nostrand Reinholdt Co., New York. 445 pp.

WILLASSEN, E. 1983: Notes on the chironomid (Diptera, Chironomidae) ,,ocelli". – Zool. Scr. **12:** 221–223

SPIXIANA	Supplement 11	139–142	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

A new species of the genus Limnophyes Eaton from S. E. England

(Diptera, Chironomidae)

By **P. D. Armitage**

ARMITAGE, P. D. (1985): A new species of the genus *Limnophyes* Eaton from S. E. England (Chironomidae, Diptera). – Spixiana 11: 139–142.

Limnophyes paludis spec. nov. is described and illustrated from male imagines collected on the Isle of Sheppey, S. E. England. Characters distinguishing this species from others in the genus are discussed.

P. D. Armitage, Freshwater Biological Association River Laboratory, East Stoke, Wareham, Dorset BH20 6BB, Great Britain.

A total of 47 species of *Limnophyes* are listed in Limnofauna Europaea (FITTKAU & REISS, 1978). Two of these species, *L. biverticillatus* Rem. and *L. virgo* Rem., are known only as females. Of the remaining 45 species, 7 are listed from Great Britain. The studies of PINDER (1978) and LANGTON (1980) have added a further 4 species. On 29 March 1984 chironomid adults were sampled by sweeping vegetation at the margins of ponds and ditches in the Swale National Nature Reserve on the Isle of Sheppey, Kent (S. E. England). Amongst this material were four male imagines of the genus *Limnophyes* which could not be assigned to any of the currently described British species (PINDER, 1978). Further comparison of the specimens with descriptions provided in GOETGHEBUER (1940–1950), BRUNDIN (1947) and SAETHER (1975) showed them to be a new species.

The descriptive terminology follows SAETHER (1980). The ranges for counts and measurements are followed by mean values in parentheses where appropriate.

Limnophyes paludis spec. nov.

Material: Holotype (♂ imago): Isle of Sheppey, Swale National Nature Reserve, from emergent vegetation beside water bodies, 29 March 1984, coll. P. D. Armitage. Paratypes (3 ♂♂ imagines), same data as holotype. Holotype slide-mounted in Dimethyl hydantoin formaldehyde resin; 2 paratypes slide-mounted in DMHF and one in Euparal. Holotype deposited in British Museum (Natural History); one paratype deposited in the Museum of Zoology, Bergen, Norway, remaining material retained in collections of Freshwater Biological Association.

Etymology: The specific name *paludis* refers to the occurrence of the species in a marshland area (Latin *palus* = marsh).

Male imago (n = 4)

Colouration (alcohol preserved). Head and antennae dark brown to black. Thorax – scutum, shiny black with dorsocentral bristles arising from pale patches. Scutellum and postnotum dark brown. Legs dark brown. Wings greyish brown in reflected ligth and coarsely dotted with microtrichia, halteres dark brown. Abdomen dark brown. Total lenght 3.15–3.30, (3.24) mm. Wing length 1.87–1.95, (1.93) mm. Wing width 0.50–0.54, (0.52) mm.

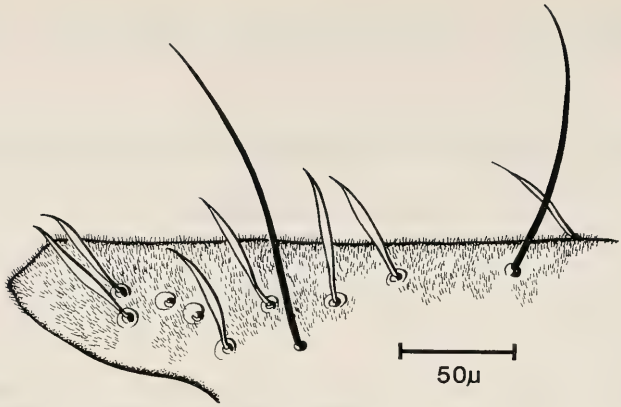


Fig. 1. *Limnophyes paludis* spec. nov.; prescutellar region of thorax showing lanceolate bristles.

Head: AR = 1.10–1.17, (1.14). 13 flagellomeres. Temporal setae 4–6, Postorbitals 1–3, outer verticals 1, inner verticals 1–2. Clypeus 14–17 setae. Palp lengths (μm): 30–35, (32); 50–55, (53); 90–95, (92); 65–70, (68); 105–125, (117).

Thorax: (Fig. 1). Antepronotum with 1 median and 2–3 lateral setae. Acrostichals absent; dorsocentrals 26–29 including 2–4 humerals of which 2 are lanceolate, and 3–6 lanceolate prescutellars; prealars 5–7; post anepisternum II with 2–5 setae, anepimeron with 7–9 setae; preepisternum with 5–7 setae. Scutellum with 3–5 setae.

Wing: VR = 1.24–1.28, (1.25). Free end of costa 105–125, (114) μm long. Brachiolum with 1–2 setae; R with 7–16 setae, R_1 with 0–1 setae; squama with 6–8, (7) setae.

Legs: Spur of front tibia 60 μm long; longest spur of middle tibia 25 μm; longest spur of hind tibia 55 μm. Width at apex of front tibia 42–50, (44) μm; of middle tibia 45 μm; of hind tibia 50–55, (51) μm Teeth in comb 11–12, (11.5). Lengths (μm) and proportions of legs:

	Fe	ti	ta_1	ta_2
p1	700–750, (725)	850–875, (869)	450–475, (469)	275–300, (287)
p2	762–775, (772)	763–812, (787)	350–375, (356)	195–200, (199)
p3	775–800, (787)	905–950, (932)	475–525, (500)	250–275, (262)

	ta_3	ta_4	ta_5	LR
p1	175–200, (187)	100–105, (101)	100–103, (101)	0.53–0.54, (0.54)
p2	137–150, (144)	75– 80, (77)	97–100, (99)	0.43–0.46, (0.45)
p3	200–237, (219)	87–100, (97)	100–110, (103)	0.50–0.55, (0.53)

Hypopygium: (Fig. 2). Gonostylus robust with darkened dorsal edge, relatively wide and 'scooped-out' internally in proximal half, narrowed distally without subapical spine. Anal point absent. Ninth tergum with 14–20, (16) setae. Laterosternite IX with 3–5, (4) setae. Transverse sternapodeme 92–97, (95) μm long. Phallapodeme 77–87, (84) μm long. Gonocoxite 170–185, (176) μm long. HR = 1.40–1.54, (1.46).

Systematic position

15 of the species of *Limnophyes* listed by Fittkau & Reiss (1978) have a male AR > 0.9. Seven of these do not possess lanceolate setae on the scutum and the remaining 8 differ from the new species in colouration, shape of hypopygium and leg and antennal ratios. In Goetghebuer's (1940–1950) keys the new species is near *L. squamatus* Kieffer but it may be separated on its larger size, colouration, higher LR

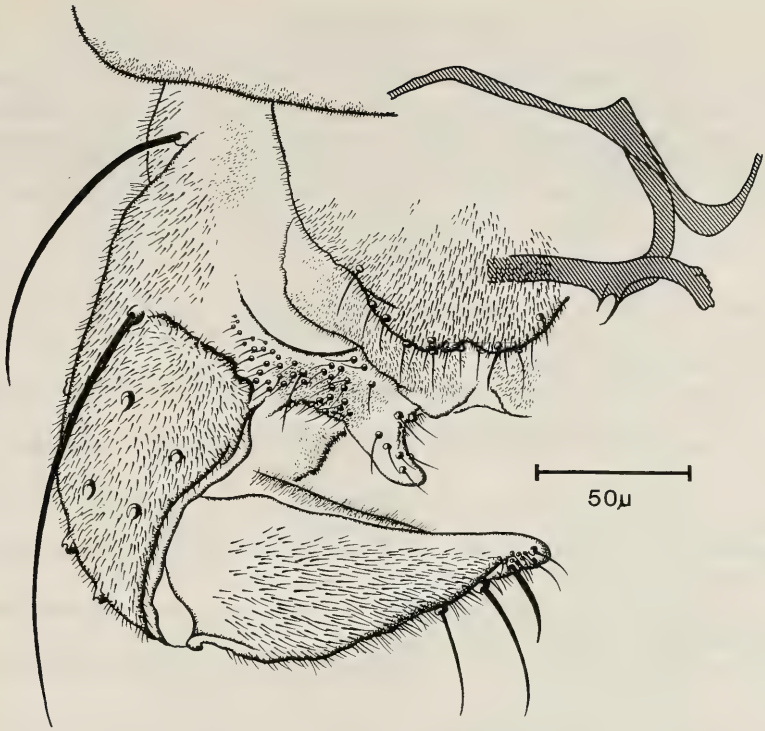


Fig. 2. *Limnophyes paludis* spec. nov.; hypopygium of male, dorsal aspect.

and the presence of lanceolate bristles in both prescutellar and humeral regions. In *L. squamatus* lanceolate bristles are restricted to the prescutellar region. *L. borealis* Goetghebuer, which keys out in the same couplet as *L. squamatus* (Goetghebuer, 1940–1950), differs from *L. paludis* in the shape of the hypopygium (Oliver, 1962) and in the number and arrangement of dorsocentral bristles on the scutum.

L. paludis is characterised by its relatively large size (3.2 mm), by having lanceolate bristles, and a gonostylus without a subapical spine, as in *L. prolongatus* Kieffer and *L. gurgicola* Edwards. It differs from these species in having an AR of 1.14 (cf. <0.3 in *L. gurgicola*, 0.5–0.6 in *L. prolongatus*).

Habitat and associated species

The Swale National Nature Reserve is an area of coastal grazing marsh intersected by many, mainly freshwater, ditches, though some can be slightly brackish. The chironomids were collected by sweeping emergent vegetation (*Scirpus maritimus* L., *Juncus inflexus* L. and *Carex divisa* Huds.) along the sides of the ditches which were about 3 m wide and with a mean depth of 1.5 m. Chironomid species occurring with *L. paludis* sp. n. in the samples were *Chironomus lugubris* Zetterstedt, *Psectrocladius barbimanus* (Edwards), *Acricotopus lucens* Zetterstedt, *Limnophyes pumilio* (Holmgren) and an indeterminate *Metriocnemus* sp.

Acknowledgements

I wish to thank Mr. Phil Holms, the warden of the Swale National Nature Reserve (Nature Conservancy Council), for showing me the area and giving me permission to collect there. I am also very grateful to Mrs. A. Matthews for preparing the illustrations, to Dr. L. C. V. Pinder for his help and advice, and to Dr. F. Reiss for making available some descriptive literature on *Limnophyes* spp.

Literature

BRUNDIN, L. (1947): Zur Kenntnis der schwedischen Chironomiden. – Ark. Zool. **39 A**, 1–95

FITTKAU, E. J. & REISS, F. (1978): Chironomidae. – In: J. Illies (ed.), Limnofauna Europaea, 2nd ed. G. Fischer, Stuttgart and Swets and Zeitlinger B. V., Amsterdam, 404–440

GOETGHEBUER, M. (1940–1950): Tendipedidae (Chironomidae). F. Subfamilie Orthocladiinae. A. Die Imagines. – Fliegen palaearkt. Reg. **3** (13g), 1–208

LANGTON P. H. (1980): Taxonomy and biology of some British Chironomidae. – Unpublished Ph. D. thesis, C. N. A. A.

OLIVER, D. R. (1962): A review of the subfamily Orthocladiinae (Chironomidae: Diptera) of Bear Island. – Astarte **20**, 1–19

PINDER, L. C. V. (1978): A key to the adult males of British Chironomidae. – Sci. Publs Freshwat. biol. Ass. **37**, vol. 1, 169 pp, vol. 2, Figs 77–189

SAETHER O. A. (1975): Twelve new species of *Limnophyes* Eaton, with keys to Nearctic males of the genus (Diptera: Chironomidae). Can. Ent. **107**, 1029–1056

— — (1980): Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). – Ent. scand. Suppl. **14**, 1–51

SPIXIANA	Supplement 11	143–148	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

A larval diagnosis for the subfamily Buchonomyiinae and the genus Buchonomyia with a description of the 1st instar larva of Buchonomyia thienemanni Fittkau

(Diptera, Chironomidae)

By **Patrick Ashe**

Department Zoology, University College Dublin

ASHE, P. (1985): A larval diagnosis for the subfamily Buchonomyiinae and the genus *Buchonomyia* with a description of the 1st instar larva of *Buchonomyia thienemanni* Fittkau (Diptera, Chironomidae). – Spixiana, Suppl. 11: 143–148.

The 1st instar larva of *Buchonomyia thienemanni* Fittkau is described and figured. A larval diagnosis for the subfamily Buchonomyiinae and the genus *Buchonomyia* is given. Important diagnostic features of the larva are: absence of a premandible; SII setae of labrum long, simple and arising from well developed pedestals; mentum with 13 teeth; mandible with 7 teeth and procercus reduced and bearing 11 apical setae.

Dr. Patrick Ashe, Zoology Department, Trinity College, Dublin 2, Ireland

Introduction

The immature stages of *Buchonomyia* have been sought since the original description of the genus by FITTKAU (1955). BRUNDIN (1966: 425) states: "A considerable hindrance for further progress [on subfamily phylogeny] is lacking information of the larvae and pupae of *Buchonomyia* ..." Adult material of *Buchonomyia* from northern Burma was available to BRUNDIN (loc. cit.) and during his extensive travels he visited East Himalaya mainly to look for the immature stages but he was not successful. Following the discovery of *B. thienemanni* by the River Flesk in S. W. Ireland (MURRAY 1976) intensive investigations were undertaken to search for the immatures which resulted in the finding of the pupa (MURRAY and ASHE 1981). Attempts to find the 4th instar larvae in the river by collecting and rearing a range of mature larvae from various habitats have not been successful. However, in 1981 a mated adult female was captured adjacent to the River Flesk and 1st instar larvae hatched from the egg-mass that was laid. The eggs and egg-mass of *B. thienemanni* have already been described (ASHE and MURRAY 1983). Adult females were collected from a second Irish locality, the River Nore, Co. Kilkenny, in August 1982 and additional 1st instar larvae were obtained. Attempts to rear the larvae to 2nd or 3rd instar on different substrates in petri dishes were not successful. With the description of the larva of *B. thienemanni* given here, the only remaining subfamily in which the immatures are unknown is the recently described Chilenomyiinae (BRUNDIN 1983). The diagnoses given here for the subfamily Buchonomyiinae and the genus *Buchonomyia,* based on the 1st instar larvae of *B. thienemanni,* will probably require some modification when later instars are discovered. No attempt has been made here to assess the phylogenetic position of the Buchonomyiinae from the data provided by the larva but a complete discussion on this is given elsewhere (MURRAY and ASHE 1985).

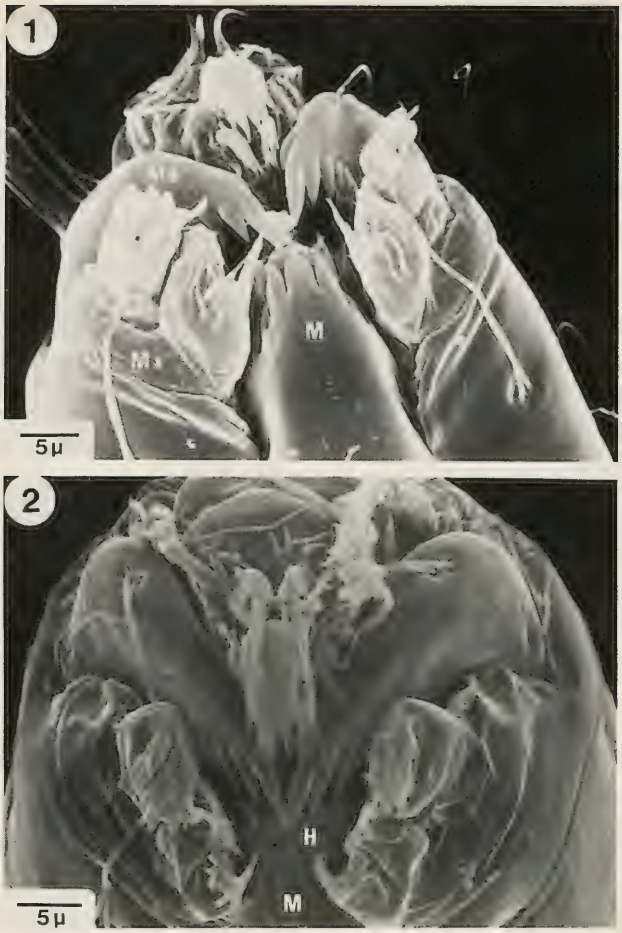


Plate 1–2. *B. thienemanni.* 1: larval head, ventral view. 2: larval head, frontal view.

Material and Methods

The 1st instar larvae of *B. thienemanni* described here were hatched from egg-masses laid by mated adult females. A more detailed account of the methods used to obtain 1st instar larvae is given elsewhere (ASHE and MURRAY 1983). Attempts to rear the larvae beyond the 1st instar stage were unsuccessful.

Due to the small size of the larvae it was necessary to use the scanning electron microscope (SEM) to show various diagnostic features of the head and body. The SEM technique used for the larvae is essentially the same as that which has been described in detail for the eggs of *B. thienemanni* (ASHE and MURRAY 1983). In the drying process the larval abdomen invariably collapsed to a greater or lesser degree whereas the larval head was protected from serious collapse by its chitinous make-up.

The terminology and abbreviations used are in accordance with the glossary of SAETHER (1980).

An	=	Antenna	LR	=	Labral rod	Pd	=	Pedestal
ChB	=	Chaetulae basales	M	=	Mentum	PE	=	Pecten epipharyngis
ChL	=	Chaetulae laterales	Md	=	Mandible	SI–III	=	Sensillae I–III
H	=	Hypopharynx	MP	=	Maxillary palp			
LO	=	Lauterborn organ	Mx	=	Maxilla			

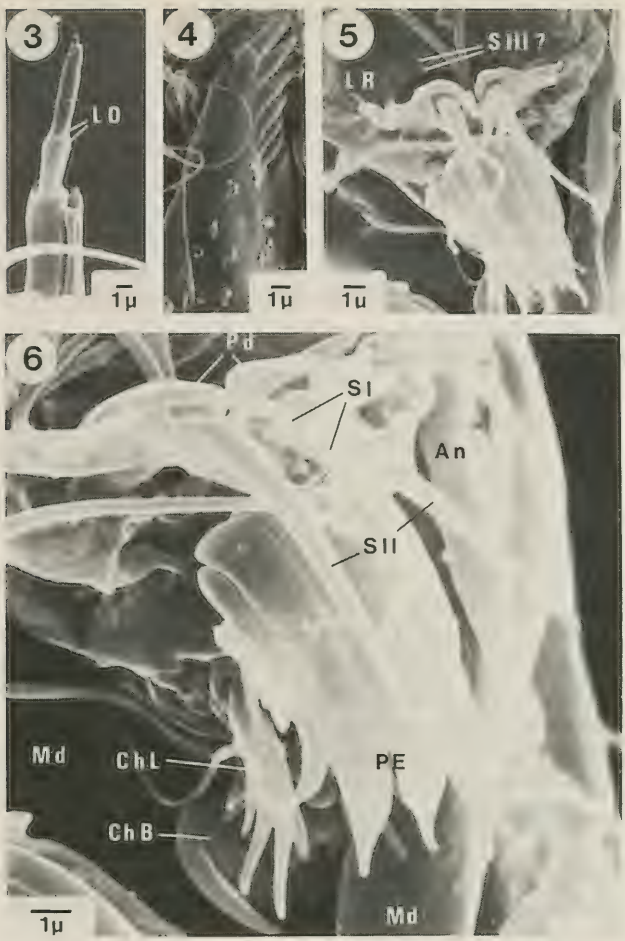


Plate 3–6. *B. thienemanni.* 3: antenna, segments 2–5. 4: mandible. 5: labral region, frontal view. 6: labral region, side view.

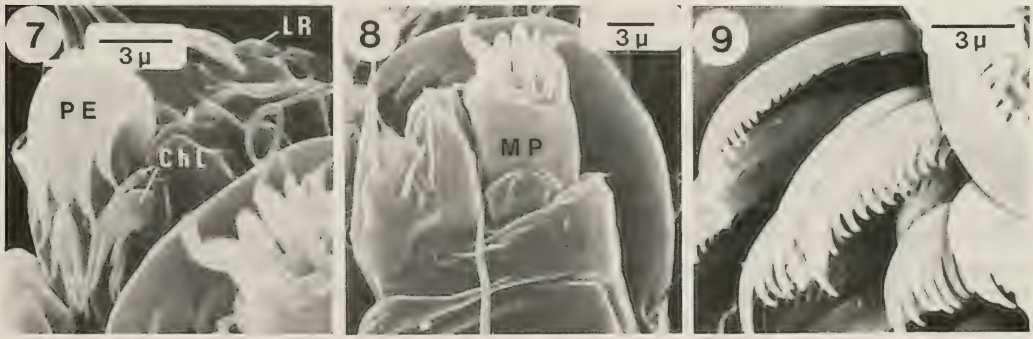


Plate 7–9. *B. thienemanni.* 7: detail of labral region. 8: maxilla with mandible partly visible. 9: claws of anterior parapods.

Subfamily Buchonomyiinae

Larval diagnosis (1st instar).

Head. Eye spot single. Antenna five segmented, non-retractile. Antennal blade and acessory blade present and well developed, Lauterborn's organs weak. SI and SII setae of labrum simple, position and presence of SIII and SIV setae uncertain, labral rod present. SII setae curved, well developed and arising from marked pedestals. Pecten epipharyngis consists of five well developed lamellae. Chaetulae laterales and chaetulae basales present. Premandible absent. Mandible with seven teeth, the first tooth is displaced laterally and hidden by the second tooth. Seta subdentalis and seta interna present. Mentum with one median tooth and six pairs of lateral teeth. Ventromental plates absent.

Abdomen. Anterior and posterior parapods well developed, separated and bearing claws. Body setae simple and distinct. Procerci weakly developed, each bearing 11 apical and one lateral setae. Anal tubules present.

Genus Buchonomyia

Larval diagnosis (1st instar).

Head. Head capsule dark brown. Eye spot single. Antenna five segmented, approximately two-thirds the length of the mandible, first segment short with a single seta in the apical half, third segment appreciably shorter than fourth, fifth segment very small. Antennal blade equal in length to the second abdominal segment, accessory blade slightly shorter. Ring organ in middle of 1st segment, Lauterborn's organs weak. SI and SII setae of labrum simple, SII strongly developed on large pedestals, about twice the length of the SI. Presence and position of SIII and SIV setae uncertain, labral rod present. Pecten epipharyngis consists of five well developed lamellae, both outer lamellae slightly smaller than the three median lamellae. Chaetulae laterales and chaetulae basales present. Premandible absent. Mandible with seven teeth, the first tooth is small, displaced laterally and hidden by the larger second tooth, seta subdentalis and seta interna present. Maxilla well developed, appendix seta present. Maxillary palp apparently three segmented with a large basal segment bearing several sensillae. Mentum with a single median tooth and six pairs of lateral teeth becoming consecutively smaller. Ventromental plates absent. Hypopharynx well developed and distinct.

Abdomen. Body setae simple, dark, long and conspicuous. Abdominal segments appear greenish in colour, pigment mostly confined to certain areas giving a spotted appearance, otherwise hyaline. Anterior and posterior parapods well developed, divided and bearing numerous claws. Claws of anterior parapods serrated, those of posterior parapods simple. Procerci very reduced, with 11 apical setae of varying lengths and one lateral seta. Two pairs of anal tubules present.

Buchonomyia thienemanni

Larval description (n = 6).

Total length 0.40–0.47, 0.44 mm. Head capsule (Plate 1, 2) 0.105–0.117, 0.115 mm long. Labro-epipharyngeal region and frontal apotome (side view) as in Fig. 1 A. Antenna (Fig. 1 B, Plate 3), lengths of antennal segments (μ): 4.6–5.5, 4.9; 9.1–10.5, 9.6; 3.2–3.6, 3.5; 4.6–5.5, 5.2; 2.3–2.7, 2.5. Antennal ratio: 0.21–0.28, 0.23. SI, SII and SIII(?) setae of labrum simple, SII setae are long, broad and curved and arise from well developed pedestals (Plate 5, 6). Pecten epipharyngis consists of five lamellae, outer lamellae slightly smaller than median lamellae (Plate 6, 7). Chaetulae basales (Plate 6) and chaetulae laterales present (Plate 7). Mandible (Fig. 1 C, Plate 4) 33.7–38.2, 34.5 μ long. Maxilla (Plate 8) and mentum (Fig. 1 D, Plate 1) as in generic diagnosis. Anterior and posterior parapods well

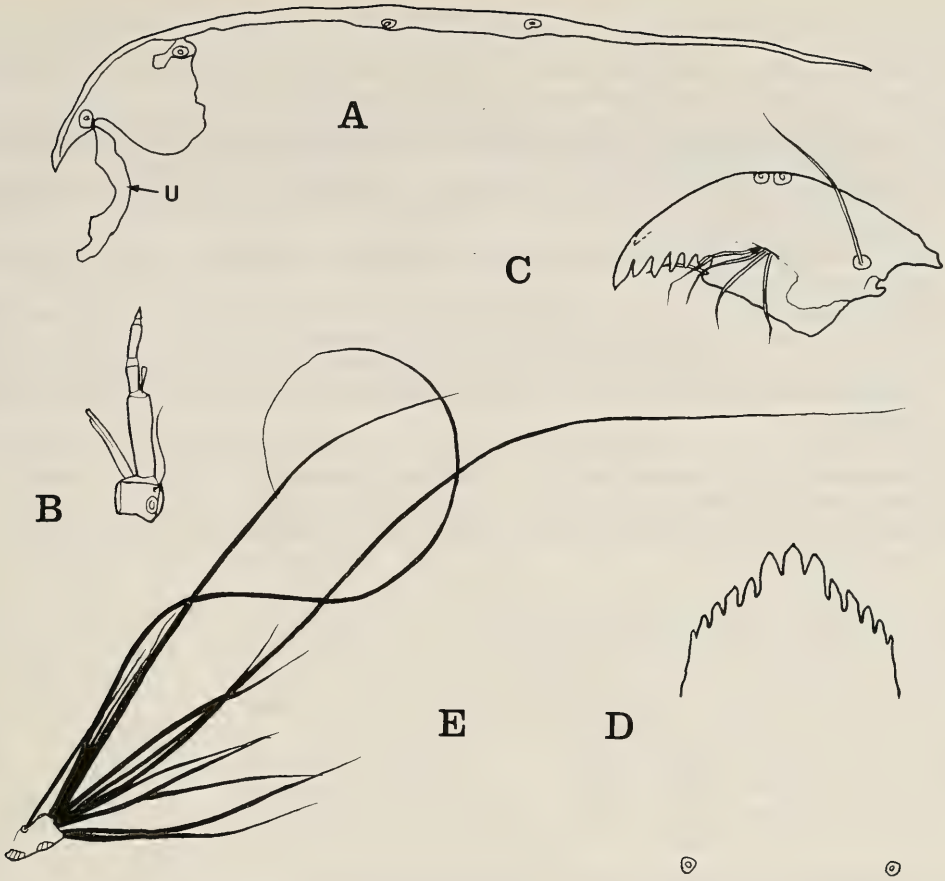


Fig. 1. *B. thienemanni.* A, labro-epipharyngeal region and frontal apotome (side view) (U = Ungula); B, antenna; C, mandible; D, mentum; E, procercus.

developed. Claws of anterior parapods serrated (Plate 9). Anal tubules present. Procerci 7.3 μ high, each bearing 11 apical setae and one lateral seta (Fig. 1E), longest apical seta 123 μ.

Acknowledgements

I wish to express my thanks to Dr. D. A. Murray, Zoology Department, University College, Dublin 4, Ireland and Dr. P. S. Cranston, Entomology Section, British Museum (Natural History), London, England for discussion and criticism of the manuscript; the Royal Irish Academy for the award of a Praeger Grant to defray field expenses during July and August 1981; Mr. Barry Cregg, SEM Unit, Agricultural Science, University College Dublin, for advice in preparing specimens for scanning and Mr. Robert French, Zoology Department, University College Dublin, who carried out the scanning electron microscopy and prepared the photographic plates.

Literature

ASHE, P. and D. A. MURRAY 1983: Observations on and descriptions of the egg-mass and eggs of *Buchonomyia thienemanni* Fitt. (Diptera: Chironomidae). – Mem. Am. ent. Soc. **34:** 3–13

BRUNDIN, L. 1966: Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podonominae, Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. – K. Svenska Vetensk Akad. Handl. **11** (1): 1–472

— — 1983: *Chilenomyia paradoxa* gen. n., sp. n. and Chilenomyiinae, a new subfamily among the Chironomidae (Diptera). – Ent. scand. **14:** 33–45

FITTKAU, E. J. 1955: *Buchonomyia thienemanni* n. gen. n. sp. Chironomidenstudien IV (Diptera; Chironomidae). – Beitr. Ent. **5:** 403–414

MURRAY, D. A. 1976: *Buchonomyia thienemanni* Fittkau (Diptera, Chironomidae), a rare and unusual species recorded from Killarney, Ireland. – Entomologist's Gaz. **27:** 179–180

MURRAY, D. A. and P. ASHE 1981: A description of the pupa of *Buchonomyia thienemanni* Fittkau, with notes on its ecology and on the phylogenetic position of the subfamily Buchonomyiinae (Diptera, Chironomidae). – Spixiana **4:** 55–68

MURRAY, D. A. and P. ASHE 1985: A description of the adult female of *Buchonomyia thienemanni* Fittkau and a re-assessment of the phylogenetic position of the subfamily Buchonomyiinae (Diptera: Chironomidae). – Spixiana Suppl. **11:** 149–160

SAETHER, O. A. 1980: Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). – Ent. scand. Suppl. **14:** 1–51

SPIXIANA	Supplement 11	149–160	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

A description of the adult female of Buchonomyia thienemanni Fittkau and a re-assessment of the phylogenetic position of the subfamily Buchonomyiinae

(Diptera, Chironomidae)

By **Declan A. Murray** and **Patrick Ashe**

Department of Zoology, University College Dublin

MURRAY, D. A. & P. ASHE (1985): A description of the adult female of *Buchonomyia thienemanni* Fittkau and a re-assessment of the phylogenetic position of the subfamily Buchonomyiinae (Diptera: Chironomidae). – Spixiana, Suppl. 11: 149–160.

The adult female of *Buchonomyia thienemanni* Fittkau is described and figured. The interpretation of the female genitalia of *B. thienemanni* presented in this paper differs from that given by BRUNDIN and SAETHER (1978) for *B. burmanica* Brund. et Saeth., the only other species known in the subfamily Buchonomyiinae. The gonapophyses VIII are simple and without evidence of division. An apodeme lobe is absent. Gonocoxite IX is reduced and fused with tergite IX to form a gonotergite. Coxosternapodeme IX is broad. The rami of gonapophyses IX are fused. This, together with supportive evidence from male genitalia and the recently described 1st instar larva suggests that the subfamily Buchonomyiinae belongs with the phylogenetic unit Tanypodinae + Podonominae + Aphroteniinae.

Dr. Declan A. Murray, Zoology Department, University College Dublin, Stillorgan Road, Dublin 4, Ireland

Dr. Patrick Ashe, Zoology Department, Trinity College, Dublin 2, Ireland

Introduction

The position of *Buchonomyia* in chironomid phylogeny has been subject to speculation and debate since the adult male of *B. thienemanni* Fitt. was first described by FITTKAU (1955) who provisionally assigned the new genus to the Podonominae. BRUNDIN (1966) suggested that the genus could belong to the Orthocladiinae but while dealing with subfamily relationships within the Chironomidae states (op. cit.) "... a considerable hinderance for further progress is lacking information of the larva and pupa of *Buchonomyia* and some other plesiomorph Orthocladiine genera". BRUNDIN and SAETHER (1978) described the adult male and female of a second species, *B. burmanica* Brund. et Saeth., and assigned the genus to a new subfamily, the Buchonomyiinae. Based on their interpretation of the male and female genitalia of *B. burmanica,* but relying heavily on apparent apomorphic features of the female, Brundin and Saether regard the Buchonomyiinae as the sister group of the phylogenetic unit Diamesinae + Prodiamesinae + Orthocladiinae + Chironominae. This placement was re-affirmed by SAETHER (1979 a, b, c). The description of the pupa of *B. thienemanni* by MURRAY and ASHE (1981) from material collected in the River Flesk, Killarney, Ireland, did little to further establish the phylogenetic position of the subfamily because of the general predominance of plesiomorphic and lack of apomorphic featu-

res. However, it was suggested, based on an interpretation of the male terminalia of *B. thienemanni* different from that given by Brundin and Saether for *B. burmanica,* that the Buchonomyiinae could equally well be associated with the Tanypodinae + Podonominae + Aphroteniinae. A detailed treatment of the situation was deferred to allow further examination of the female *B. thienemanni* and additional time to search for the larva. Despite intensive efforts, searching in various habitats in the River Flesk, larvae of *B. thienemanni* have eluded capture. However, fertilized adult females were obtained in 1981 which were induced to lay egg masses from which 1st instar larvae were obtained. Descriptions of the egg mass and development of the larva have already been given (Ashe and Murray 1983). A description of the 1st instar larva is given by Ashe (1985).

Evidence now available from a detailed examination of the female *B. thienemanni* and features of the 1st instar larva gives further credence to the previous suggestion by Murray and Ashe (op. cit.) that the Buchonomyiinae is indeed more likely to be associated with the Tanypodinae + Podonominae + Aphroteniinae.

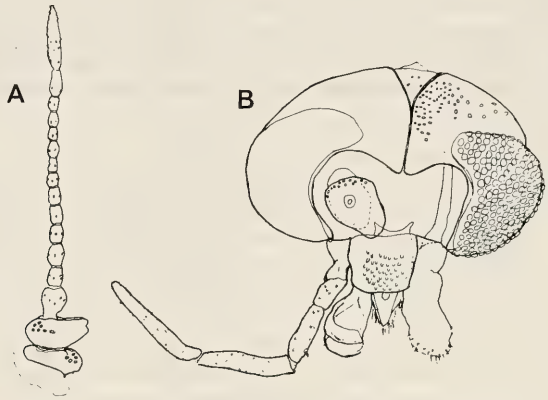


Fig. 1: *B. thienemanni,* female; A) antenna, B) head.

Materials and methods

The specimens on which this study is based were obtained from two locations in Ireland. The occurence of *B. thienemanni* at one of these locations, the River Flesk, Killarney, has previously been reported (Murray 1976; Murray and Ashe 1981). Recently the species was also noted from the River Nore south of the town of Kilkenny by Hayes (pers. comm) during the course of a continuing study on the use of chironomid pupal exuviae as indicators of water quality. Adult females of *B. thienemanni,* easily recognisable on the wing, were collected by hand-net at both locations during July 1981 (River Flesk) and August 1982 (River Nore) and preserved in 70 % alcohol. Slide preparations were made according to standard procedures. Some specimens were further dissected to reveal details of the genitalia, in particular the elements of gonapophyses IX, which were also mounted on slides. Additionally, a number of specimens were prepared for Scanning Electron Microscopy. In order to reveal the genitalia more clearly some dissection was also necessary on these specimens and the following series of preparations was made: specimens with (I) cerci removed; (II) cerci and sternite X removed; (III) cerci, sternite X and one of the gonapophyses VIII removed. Subsequently these specimens were critical point dried, gold sputter coated and examined in a Joel JSM 35C scanning electron microscope.

The terminology and abbreviations used in the text and descriptions are in accordance with the glossary of Saether (1980).

Description of the female of Buchonomyia thienemanni Fitt.

Adult female (n = 2 unless otherwise stated). Total length 4.0–4.5, 4.3 mm; wing length 2.8–3.34, 2.99 mm.

Head (Fig. 1): Scape of antenna 34–40 μm long, with 8–10 setae. Pedicel 55–60 μm long with 12–13 setae and a distinct ventrolateral projection (Fig. 1A). First flagellomere 60 μm long (n = 1); flagellomeres 1–13 428 μm long; flagellomere 13 50 μm, flagellomere 14 125 μm long. AR 0.26. Temporal setae 65–68, post orbitals 6–8, outer verticals 18, inner verticals 32, preoculars 9–10. Clypeus with 42–46, 44 setae. Tentorium 168–172, 170 μm long. Palp lengths (μm) 38–42, 40; 49–51, 50; 107–112, 110; 234–239, 237.

Thorax (n = 3): Antepronotum with 12–16, 14 setae. Dorsocentrals 98–105, 103; including 11–15, 13 humerals. Acrostichals 125–139, 132; prealars 57–65, 60; parascutellars 10–12, 11. Scutellum with 104–113, 109 setae, postnotum with 14–21, 17 setae.

Wing (n = 6): VR 0.74–0.77, 0.76. First axillary sclerite with 8–12, 11 setae; brachiolum with 8–11, 10; R with 82–106, 91; R1 with 94–123, 110; R2+3 absent; R4+5 with 153–186, 165; M with 91–112, 103; M1 + 2 with 149–167, 158; M3+4 with 76–91, 83; Cu with 54–63, 59; Cu1 with 25–39, 29 setae. Squama with 49–61, 52 setae. Sensilla campaniformes 11–13 at base of brachiolum (Plate 1); 11 at apex of brachiolum; 3–4 on subcosta; 2 on R4+5. Lanceolate setae on veins and wing membrane.

Legs. Spurs of front tibia 70–86, 73 μm long; spurs of middle tibia 82–91, 85 μm long; of hind tibia 85–101, 92 μm long. Pseudospurs: 1 on ti of front leg; 8 on ti of middle leg; 1 on ti of hind leg; 7–8 on ta1 of middle leg; 8–10 on ta1 of hind leg; 2 on ta2 of middle and hind legs; 1 on ta3 of middle leg; 1–2 on ta3 of hind leg; 1 on ta4 of hind leg; lanceolate setae present (Plates 2, 3). Lengths of pseudospurs 68–75 μm. Pulvilli absent. Leg measurements and ratios in Table 1.

Table 1: Leg measurements (μm) and ratios for *B. thienemanni* female.

	Fe	Ti	Ta_1	Ta_2	Ta_3	Ta_4
p_1	966–1132,1049	1113–1279,1119	791– 920, 853	506–601,555	386–460,421	294–350,322
p_2	1150–1380,1265	1168–1325,1247	616– 736, 679	359–414,387	267–304,283	193–230,211
p_3	1003–1196,1100	1389–1619,1504	957–1095,1021	561–644,600	368–432,400	267–304,286

	Ta_5	LR	SV	BV
p_1	212–221,217	0.69–0.71,0.70	2.59–2.67,2.63	2.04–2.06,2.05
p_2	175–198,187	0.52–0.54,0.53	3.64–3.78,3.70	2.96–3.78,3.70
p_3	202–212,207	0.68–0.69,0.69	2.49–2.60,2.54	2.39–2.46,2.42

Genitalia (Fig.2, A, B; Plates 4–8): Tergite VIII normal. Sternite VIII with mid ventral caudal projection, partially composed of reduced setae particularly obvious in lateral view, under the vagina. Gonocoxapodeme VIII expressed caudoventrally, extending to the base of gonapophyses VIII and reaching caudolaterally to terminate in a knob articulating against gonotergite IX. Gonapophyses VIII simple, well developed, broadly tongue shaped, partially covered with microtrichia which are for the most part mesally directed, posterior third devoid of microtrichia. Entire mesal margin of gonapophyses VIII fringed with microtrichia. In the natural, i. e. undissected, specimen the posterior third traverses a dorsal path anterior to the cerci while in dissected specimens this microtrichia free area is clearly evident projecting caudally (Plates 5, 6). Membrane evident, in SEM (Plates 7, 8) and some slide preparations, anterior to the spermathecal eminence. Tergite IX large, hood-shaped, with 95–130 setae, without evidence of division in two lobes and over-reaching the cerci caudally. Two seminal capsules, 160 μm long and 90 μm wide (Fig 2C). A distinct hyaline neck and annulated collar on the spermathecal duct at its junction with the seminal capsule. Gonocoxite IX reduced and fused with tergite IX to form a gonotergite IX. Gonapophyses IX well developed (Fig. 3). Notum arched and joined into the fused plate-like

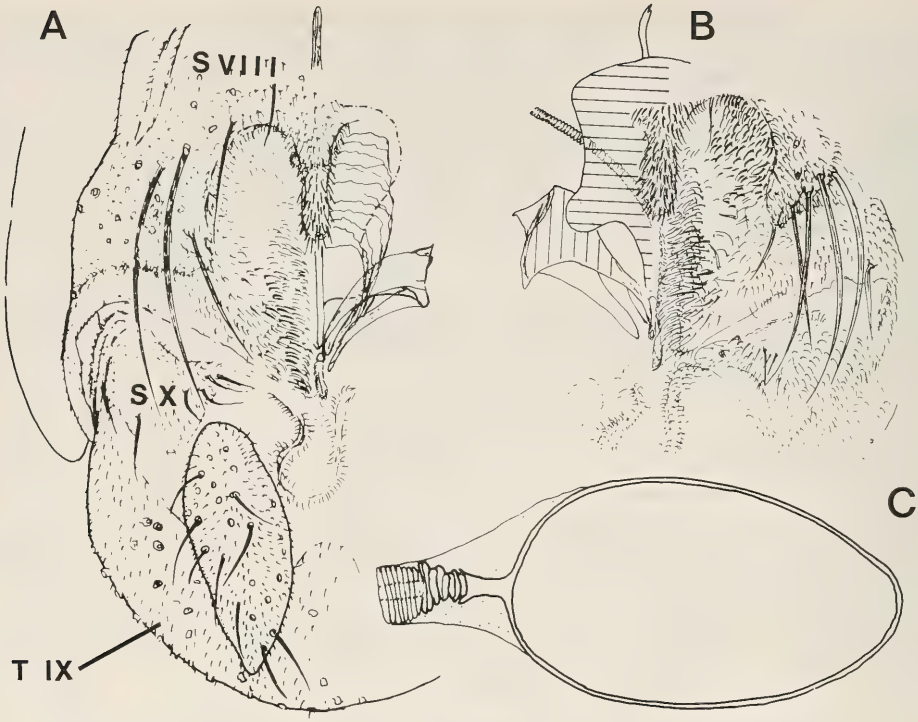
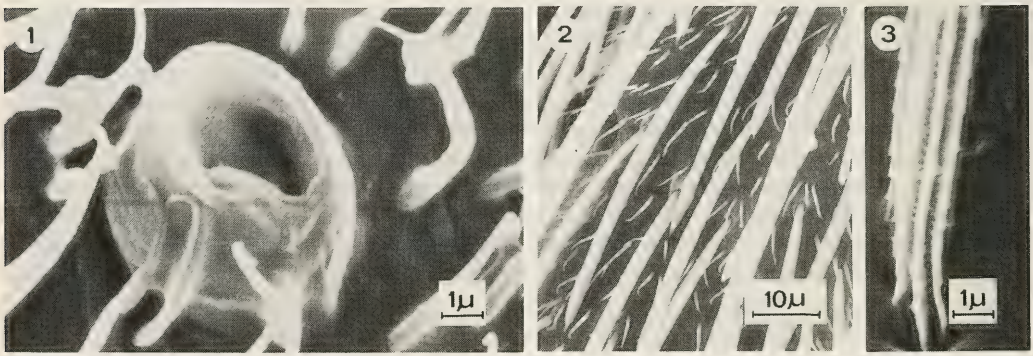


Fig. 2: *B. thienemanni,* female; A, B) ventral aspect of genitalia, C) Spermatheca.

rami which extend caudally, dorsal to coxosternapodeme IX. Coxosternapodeme IX broad, attached to gonapophysis IX at the spermathecal eminence and laterally articulating with gonotergite IX. A single accessory gland evident ventral to the rami of gonapophyses IX. Ducts from this gland pass ventral to coxosternapodeme IX and terminate caudal of the spermathecal eminence surrounded by the labia (PAcc, Fig. 3). Labia fused at base and provided with numerous microtrichia. Intergonocoxal connective evident, connected to the caudal end of coxosternapodeme IX. Cercus 153–196, 162 μm (6) long. Sternite X with 7–11, 9 setae.



Plates 1–3: *Buchonomyia thienemanni,* adult female. 1. Campaniform sensillum at base of brachiolum. 2. Lanceolate setae on femur of mid-leg. 3. Lanceolate seta, detail of apex showing serrated borders of ridges.

Discussion

Previous phylogenetic position of Buchonomyiinae

Brundin and Saether (1978) and Saether (1979a, b, c) regard the subfamily Buchonomyiinae as the sister group of the Diamesinae + Prodiamesinae + Orthocladiinae + Chironominae based upon their interpretation of the genitalia and other features in the male and female *B. burmanica*. Foremost in the arguments put forward to support this placing was the mistaken concept that the adult male showed no apparent apomorphies and the consequent reliance on supposed "underlying synapomorphic" features in the female genitalia. Murray and Ashe (1981), deferring comment on the female genitalia pending more detailed study, suggested that the Buchonomyiinae could be placed with the monophyletic unit Tanypodinae + Podonominae + Aphroteniinae with an interpretation, principally based on the male genitalia, different from that of Brundin and Saether (op. cit.). The apparent conflict of evidence regarding the phylogenetic position of the Buchonomyiinae can now be resolved with the new information available from the description of the 1st instar larvae of *B. thienemanni* (Ashe, 1985) and an interpretation of the female genitalia different to that proposed by Brundin and Saether (1978) and Saether (1979a, b).

Features of the adult

Most of the discussion and comparison of plesiomorphic and apomorphic features of the adult Buchonomyiinae in relation to the other chironomid subfamilies treated by Brundin and Saether (1978: 273–274), except their interpretation of certain features of the male and female genitalia, is valid and need not be repeated here. Brundin (1983a), however, has revised the previous plesiomorphic interpretation of the lanceolate setae present on the legs and wings of *B. burmanica* and now considers the development of these setae as an apomorphic trend with parallel development in different subfamilies among the Chironomidae. The mid ventral caudal projection on the female sternite VIII was regarded as an autapomorphy but attention must be drawn to a somewhat similar structure present in some members of the Telmatogetoniinae where a setose "anal point" occurs. Additionally, the presence of an annulated neck and collar on the spermathecal duct – perhaps having a pumping action is reminiscent of the structure in *Aphroteniella filicornis* Brundin (Saether 1977, fig. 25). Brundin and Saether (op. cit.) contend that there are no apparent apomorphies in the male genitalia of *B. burmanica*. However, Murray and Ashe (op. cit.) indicate that a real apomorphy is present and the description of the male genitalia of *B. burmanica* is in error in the reference to the presence of sternite IX, laterosternite IX and the composition of tergite IX. Apparently the abdominal segments were miscounted in the description of *B. burmanica* and the parts referred to as sternite IX and laterosternite IX are, in fact, parts of sternite VIII. Tergite IX was stated to be divided in a caudal area, a median membranous area and a basal part. It is quite clear from examination of male *B. thienemanni* that the caudal area is tergite IX while the basal part is tergite VIII and the membranous part is a much enlarged intertergal connective. The gonocoxite IX is apparently reduced and fused to form a gonotergite IX. This fusion of the tergal and sternal elements of segment IX thus gives rise to a simple ring-shaped segment which is a good apomorphic trend to aid in the phylogenetic placement of the subfamily.

At least seven apomorphies were identified by Brundin and Saether (op. cit.) in the female *B. burmanica* some of which, because of their susceptibility to convergence and parallelism, could not be used in the formulation of the phylogenetic diagram for the chironomid subfamilies and use was made instead of underlying synapomorphies.

Acceptance of the use of underlying synapomorphic features is central to the ideas put forward by Saether (1977) for elucidation of subfamily relationships within the Chironomidae. Three underlying synapomorphic features of the female chironomid genitalia i. e. the capacity for a division to arise in Gp VIII, the capacity for the development of an apodeme lobe from Gp VIII and the capacity for the division of T IX into two setigerous protrusions, are used extensively by Saether (1977; 1979a, b) for the

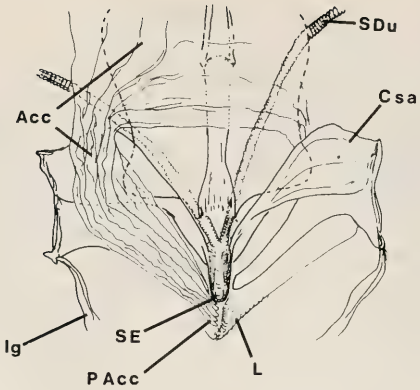
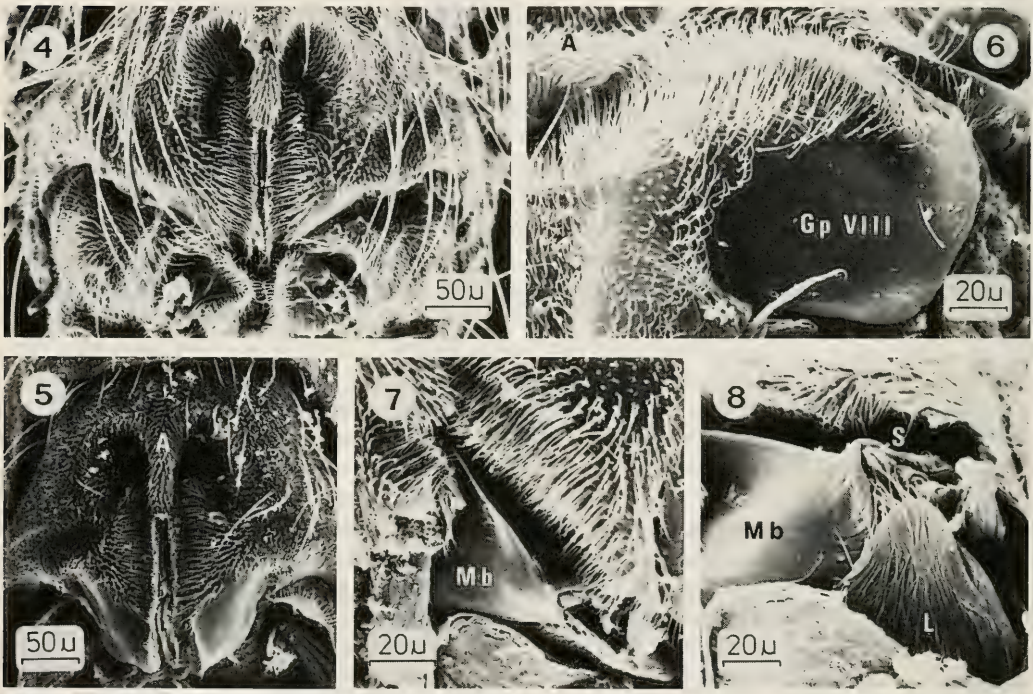


Fig. 3: *B. thienemanni,* female; Gonapophyses IX and coxosternapodeme IX. Abbreviations – Acc, Accessory gland; PAcc, Papillae of accessory gland; Csa, Coxosternapodeme IX; Ig, Intergonocoxal connective; L, Labia; SE, Spermathecal eminence; SDu, Spermathecal duct.



Plates 4–8: *Buchonomyia thienemanni,* female genitalia. 4. Ventral aspect of terminal abdominal segments, cerci removed. 5. Ventral aspect of terminal abdominal segments with cerci and segment IX removed, note the microtrichia-free area on Gp VIII. 6. Lateral aspect of Gp. VIII and mid-ventral "anal point" (A). 7. Ventral aspect of vaginal region. 8. Oblique latero-ventral aspect of vaginal region; Mb = membrane, S = Spermathecal eminence, L = labia.

establishment, within the family Chironomidae, of two monophyletic units: (1) the Tanypodinae + Aphroteniinae + Podonominae and (2) the Diamesinae + Prodiamesinae + Orthocladiinae + Chironominae. The same three features are used by BRUNDIN and SAETHER (op. cit.) to provide evidence for the inclusion of the Buchonomyiinae with the latter of the above mentioned units. Since the placement of Buchonomyiinae has been based to a large extent on these three underlying features it is necessary to elaborate on some aspects of the description of the female genitalia of *B. thienemanni* before considering the phylogenetic position of the Buchonomyiinae.

Gonapophysis VIII: Referring to the use of the underlying trend for a division to arise in Gp VIII and at the same time putting forward supportive ideas for the earlier placement of Buchonomyiinae, SAETHER (1979 a: p 20) regards all gonapophyses VIII which indicate an oromesal lobe, even if this is not distinctly set off from the remainder, as "divided" and thus considers the gonapophyses VIII of *B. burmanica* to be "divided" (SAETHER's parentheses). This statement refers to the dorsomesal lobe indicated by a weak line in fig. 3 C in BRUNDIN and SAETHER (1978). Whether or not a dorsomesal lobe is present in *B. burmanica* is a matter of opinion. It is quite evident that there is no indication of a dorsomesal lobe in *B. thienemanni* (Plate 4).

Apodeme-lobe: An apodeme lobe (a secondary development of Gp VIII) was stated to be present, bearing microtrichia and partially covered by the ventrolateral lobe, in *B. burmanica* (BRUNDIN and SAETHER, 1978). The structure described as an apodeme lobe in *B. burmanica* is also clearly evident in *B. thienemanni.* However, microdissection of the genitalia and removal of Gp VIII has revealed the facts that Gp VIII is simple in nature as already indicated and also that the so-called apodeme lobe of Brundin and Saether is intimately connected with Gp IX and thus can not be considered an apodeme lobe since, by definition, the apodeme lobe is a secondary development of Gp VIII. Examination of specimens dissected for SEM has shown that the so-called apodeme lobes of Brundin and Saether are, at least in *B. thienemanni,* the labia which project mesally, are covered with microtrichia and perhaps fused basally, are situated just caudal of the spermathecal eminence and surround papillary components of the accessory gland.

Tergite IX: According to BRUNDIN and SAETHER (1978) an incomplete division is indicated in the female tergite IX of *B. burmanica.* In all specimens of *B. thienemanni* examined in this study the posterior contour of T IX is without any evidence of emargination. There is, thus, conflict in this character between the two species and obviously the posterior emargination can not be used as a diagnostic character for *Buchonomyia.* It could be argued that since an incomplete emargination is indicated at least in *B. burmanica* then the subfamily has the capacity for emargination. However it is worth noting that even in the Aphroteniinae a slight posterior emargination may occur as is the case with *Paraphrotenia excellens* Brundin (SAETHER 1977: p 54, Fig. 25 D).

Features of the pupa

The pupa of *B. thienemanni* has many plesiomorphic features but MURRAY and ASHE (op. cit.) drew attention to the nature of the pharate adult tracheal connection to the pupal integument. In *B. thienemanni* the pharate adult tracheal tubes end blindly on a sclerotised ridge posterior to the pre-corneal slit. COFFMAN (1979) has indicated the presumed plesiomorphic condition where the pupal respiratory organ is attached directly to the pharate adult tracheal system. This type of connection is found in the subfamilies Tanypodinae, Aphroteniinae and Podonominae. The apomorphic alternative is seen in the remaining subfamilies where the pupal respiratory organ is indirectly attached to the pharate adult tracheal system. It was suggested by MURRAY and ASHE (op. cit.) that the situation in *B. thienemanni* was similar to that in the Orthocladiinae and Diamesinae and thus could be interpreted as an apomorphic state. However the absence of a respiratiory organ in *Buchonomyia* detracts from the arguments put forward previously and from the use of this character in this case. The general plesiomorphic nature of the pupa is thus of little help in the formulation of the phylogenetic relationships of *Buchonomyia.*

Features of the larva

Although as yet only the 1st instar larva is known (Ashe, 1985) sufficient information is available to aid determination of the phylogenetic position of Buchonomyiinae. Apomorphic characters of the larva relevant to the present discussion are (1) absence of the premandible, (2) form of the labral SII on well developed pedestals (sensu Brundin 1983 b = socles sensu Brundin 1966) and (3) the presence of a labral rod. The reduction and loss of the larval premandible is firmly established as a synapomorphic feature of the monophyletic group Tanypodinae + Podonominae + Aphroteniinae. Absence of the premandible in *Buchonomyia* is a clear indication that this subfamily should also belong to this group. Further evidence in the larva of *Buchonomyia* linking the subfamily with the Podonominae + Aphroteniinae is the presence of a labral rod and long stout curved SII setae on well developed pedestals. Saether (1980) considers a peg-like structure on the larval labrum of some Orthocladiinae as a labral rod. It is not clear if this structure is homologous with the elongated and usually apically rounded labral rod present in the Podonominae and Aphroteniinae. The labral rod in *B. thienemanni* is strikingly similar to that seen in the Podonominae and Aphroteniinae and is quite unlike the structure which occurs in some Orthocladiinae. The presence of two chaetulae laterales, one simple and one trifid, is very reminiscent of the situation in *Podochlus* and *Parochlus* as indicated by Brundin (1966; figs. 32, 33). These features indicate a relationship with the Podonominae + Aphroteniinae and the characteristic development of the SII setae in particular (which has reached its greatest expression in the Aphroteniinae) is synapomorphic for the Buchonomyiinae + Podonominae + Aphroteniinae. A plesiomorphic feature of the larva of *Buchonomyia* is seen in the retention of a large number of setae on the procercus, a character which the Buchonomyiinae shares with the Podonominae and Tanypodinae although the procercus in Aphroteniinae is greatly modified with a secondary reduction in the number of procercal setae.

Revised phylogenetic position of Buchonomyiinae

Brundin (1966, 1976) has given ample evidence to show the monophyly of the Tanypodinae + Podonominae + Aphroteniinae. The principal synapomorphic features identified by Brundin (op. cit.) are (1) the presence in the male of a ring-shaped ninth tergite resulting from the fusion of tergal and sternal elements and (2) the loss of the larval premandible. Saether (1977) gives further related evidence in females of these subfamilies where fusion of tergal and sternal elements of T IX has resulted in the formation of a gonotergite. It is apparent from the foregoing discussion of adult and larval characters of *B. thienemanni* that the Buchonomyiinae should also be included with this group of subfamilies. The only disadvantage of this placing is the fact that the presence of the anal point on the female S VIII, which is also indicated in some Telmatogetoniinae, is ignored. However the weight of evidence would suggest a relationship closer to the Podonominae + Aphroteniinae + Tanypodinae rather than to the Telmatogetoniinae. It seems that the development of the anal point might best be considered a parallel or convergent trend.

The question now arises as to the position of Buchonomyiinae within this enlarged monophyletic unit. Brundin (1966, 1976) has shown that the Aphroteniinae is the apomorph sister group of the Podonominae and that the Tanypodinae is the sister group of the Podonominae + Aphroteniinae. Saether (1977) provides supportive evidence. The large number of plesiomorphic features in *Buchonomyia* suggests that it occupies a plesiomorphic position within this phylogenetic unit. Autplesiomorphies within Buchonomyiinae are: double gonostyli articulating separately with the gonocoxite, setae present on first axillary sclerite and the pupal abdominal chaetotaxy.

According to Brundin and Saether (1978: 274) vein R2+3 is absent in the Telmatogetoniinae, Buchonomyiinae, Podonominae and Aphroteniinae and several small Tanypodinae, Orthocladiinae and Chironominae. The loss of R2+3 in small Tanypodinae, Orthocladiinae and Chironominae is probably due to their small size as a consequence of which less wing area and wing support (i. e. wing veins)

are necessary for normal flight. In the Telmatogetoniinae, which are relatively large species, the loss of R2+3 is apparently due to the extreme harshness of their environment where, in the male, the wings are rarely used and the legs are strongly developed for walking but in the female, the wings and legs may be so reduced that they are incapable of flight or walking. BRUNDIN and SAETHER (1978: 274) state that there is good reason for regarding the loss of R2+3 as synapomorphic for the Podonominae + Aphroteniinae with outside parallelism for the other groups. In *B. thienemanni* R 2+3 is absent but in *B. burmanica* a vestige is said to be present although BRUNDIN and SAETHER (1978: 273) regard this vein as absent in the diagnosis for Buchonomyiinae. Since both species of *Buchonomyia* are relatively large with well developed wings there are valid grounds for considering the loss of R2+3 as synapomorphic for the Buchonomyiinae+ Podonominae + Aphroteniinae. The Tanypodinae, because of the presence of R2+3 and other evidence in the trends, would then be the apomorphic sister group of the Buchonomyiinae + Podonominae + Aphroteniinae.

Cladogram of chironomid subfamilies

Incorporation of the existing knowledge on trends within the Chironomidae with the new interpretation given in this paper allows the construction of a cladogram of phylogenetic relationships of the chironomid subfamilies (Fig. 4). Most of the trends which are used here are taken from SAETHER (1977), BRUNDIN and SAETHER (1978) and BRUNDIN (1983 a) although some are used for the first time (a = apomorphic; p = plesiomorphic).

Trends 1.

Gonapophysis VIII of female shows capacity for division into two principal lobes (a); never shows such a capacity (p). Capacity for development of an apodeme lobe (a); apodeme lobe never present (p). Male antenna with less than 14 flagellomeres (a); with 14 or more flagellomeres (p). Male antenna with apical flagellomere very elongated (a); apical flagellomere short (p).

Trends 2.

Male tergite IX fused with laterosternite IX (and sternite IX) (a); laterosternites IX and/or sternite IX separate (p). Female gonocoxite IX reduced and fused with tergite IX to form a gonotergite IX (a); gonocoxite IX not reduced or if reduced not fused with tergite IX (p). Larval premandible absent or strongly reduced (a); always present and well developed (p).

Trends 3.

Labia of female genitalia fused (a); separate (p). Body of larvae without sclerotised plates bearing setae (a); with such plates (p).

Trends 4.

Segment X of female reduced (a); well developed (p). Common opening of spermathecal duct conspicuously wide (a); openings separate or, if common, opening narrow (p). Crossvein MCu absent (a); present (p).

Trends 5.

Female sternite VIII with caudal projection (a); without (p). Crossveins close to base (a); more distal (p).

Trends 6.

First axillary sclerite without setae (a); with setae (p). Wings with lanceolate setae (a); without lanceolate setae (p).

Trends 7.

Gonotergite IX reduced to a narrow strap without or with very few setae (a); well developed, hood-shaped, with numerous setae (p). Glossae of larva fused, forming a large, sclerotised ligula which is more conspicuous than the mentum (a); glossae small, inconspicuous, not forming a large sclerotised ligula (p). Larval antennae retractile (a); non-retractile (p).

Trends 8.

Larval labral rod present (a); labral rod absent (p). SII of larval labrum developed as simple, long stout and curved sensillae arising from well developed erect pedestals (a): SII otherwise (p). (Parallel development seen in some *Harnischia*-complex, Chironominae, genera). R2+3 absent (a); present (p).

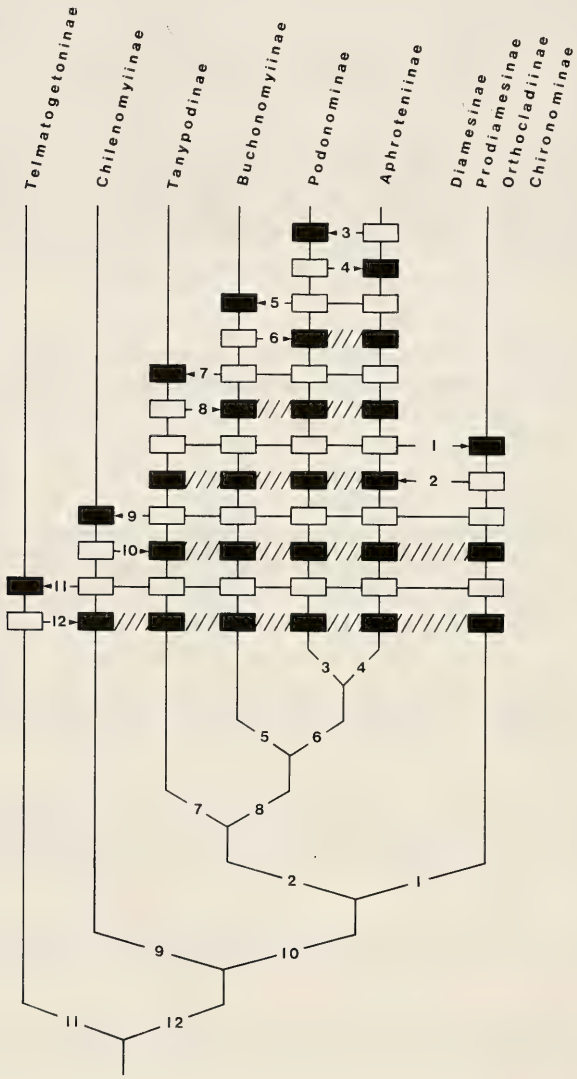


Fig. 4: Revised cladogram of Chironomid phylogeny.

Trends 9.

Male gonostylus rotated through 90° (a); gonostylus in normal position (p). Male gonostylus forms a clasper together with apical end of the gonocoxite (a); gonostylus forms a clasper against the middle or basal part of the gonocoxite (p).

Trends 10.

On each side of male tergite IX a simple sclerite (laterosternite) that is sometimes fused with the tergite and rarely carries a membranous rudiment of a non-clasper gonocoxite (a); on each side of male tergite IX a separate, very large, lobe-shaped non-clasper gonocoxite (p). Female gonocoxite IX of small to moderate size, not reaching tip of cercus, or reduced and fused with tergite IX to form a gonotergite IX that rarely carries a small membranous lobe as a rudiment of the gonocoxite (a); gonocoxite IX very large reaching tip of cercus and carrying numerous strong setae (p).

Trends 11.

Tergite VIII and gonocoxite IX of female reduced (a); well developed (p). Seminal capsules reduced, spermathecal ducts serve as seminal storage organs (a); seminal capsules present and well developed (p).

Trends 12.

Gonapophysis VIII relatively short, single or divided (a); very large, elongate (p). Gonosternite IX absent (a); present (p).

General conclusions

In the foregoing sections the Buchonomyiinae has been considered the plesiomorphic sister group of the Podonominae + Aphroteniinae thus removing it from its previous position, indicated by Brundin and Saether (op. cit.), as the plesiomorphic sister group of the monophyletic unit Diamesinae + Prodiamesinae + Orthocladiinae + Chironominae. The Tanypodinae now forms the apomorph sister group of the Buchonomyiinae + Podonominae + Aphroteniinae. Brundin (1983 a) indicated that the Chilenomyiinae forms the sister group of the eight above mentioned subfamilies. The Telmatogetoniinae is regarded as the sister group of all the other chironomid subfamilies (Saether 1977). This revised interpretation of chironomid phylogeny returns the Buchonomyiinae to a position indicating a close relationship with the Podonominae, a view first suggested by Fittkau (op. cit.) in the initial description of the genus.

Acknowledgements

We wish to express our thanks to: Dr. P. S. Cranston, British Museum (Natural History), London for discussion on aspects of this paper; Mr. B. Cregg, SEM Unit, Department of Agricultural Zoology, University College Dublin for advice in preparation of specimens for scanning and Mr. R. French, Senior Technician, Department of Zoology, University College Dublin who carried out the scanning electron microscopy and prepared the photographic plates. A Praeger Grant awarded to P. Ashe to defray field expenses during July and August 1981 in the Killarney region is gratefully acknowledged.

Literature

Ashe, P. 1985: A larval diagnosis for the subfamily Buchonomyiinae and the genus *Buchonomyia* with a description of the 1st instar larva of *Buchonomyia thienemanni* Fittkau (Diptera, Chironomidae). – Spixiana Suppl. **11:** 143–148

Ashe, P. and D. A. Murray (1983): Observations on and descriptions of the egg-mass and eggs of *Buchonomyia thienemanni* Fittk. (Diptera: Chironomidae). – Mem. Am. ent. Soc., **34:** 3–13

BRUNDIN, L. 1966: Transantarctic relationships and their significance, as evidenced by chironomid midges, with a monograph of the subfamilies Podonominae, Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. – K. svenska Vetensk Akad. Handl. **11** (1): 1–472

— — 1976: A Neocomian chironomid and Podonominae-Aphroteniinae (Diptera) in the light of phylogenetics and biogeography. – Zool. Scr. **5:** 139–160

— — 1983 a *Chilenomyia paradoxa* gen. n., sp. n. and Chilenomyiinae, a new subfamily among the Chironomidae (Diptera). – Ent. scand. **14:** 33–45

— — 1983 b: The larvae of Podonominae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region – Keys and diagnoses. – Ent. scand. Suppl. **19:** 23–32

BRUNDIN, L. and O. A. SAETHER, 1978: *Buchonomyia burmanica* sp. n. and Buchonomyiinae, a new subfamily among the Chironomidae (Diptera). – Zool. Scr. **7:** 269–275

COFFMAN, W. P. 1979: Neglected characters in pupal morphology as tools in taxonomy and phylogeny of Chironomidae (Diptera). – Ent. scand. Suppl. **10:** 37–46

FITTKAU, E. J. 1955: *Buchonomyia thienemanni* n. gen. n. sp. Chironomidenstudien IV (Diptera; Chironomidae). – Beitr. Ent. **5:** 403–414

MURRAY, D. A. 1976: *Buchonomyia thienemanni* Fittkau (Diptera, Chironomidae), a rare and unusual species recorded from Killarney, Ireland. – Entomologist's Gaz. **27:** 179–180

MURRAY, D. A. and P. ASHE, 1981: A description of the pupa of *Buchonomyia thienemanni* Fittkau, with notes on its ecology and on the phylogenetic position of the subfamily Buchonomyiinae (Diptera, Chironomidae). – Spixiana **4:** 55–68

SAETHER, O. A. 1977: Female genitalia in Chironomidae and other Nematocera: morphology, phylogenies, keys. – Bull. Fish. Res. Bd Can. **197:** 1–210

— — 1979 a: Hierarchy of the Chironomidae with special emphasis on the female genitalia. – Ent. scand. Suppl. **10:** 17–26

— — 1979 b: Underlying synapomorphies and anagenetic analysis. – Zool. Scr. **8:** 305–312

— — 1979 c: Underliggende synapomorfi og enestående innvendig parallellisme belyst ved eksempler fra Chironomidae og Chaoboridae. – Ent. Tidskr. **100:** 173–180

— — 1980: Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). – Ent. scand. Suppl. **14:** 1–51

SPIXIANA	Supplement 11	161–166	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

New species of the genera Cricotopus v. d. Wulp and Paratrichocladius Santos Abreu from Himalaya

(Diptera, Chironomidae)

By **Mauri Hirvenoja**

HIRVENOJA, M. (1985): New species of the genera *Cricotopus* v. d. Wulp and *Paratrichocladius* Santos Abreu from Himalaya (Diptera, Chironomidae). – Spixiana, Suppl. 11: 161–166.

Cricotopus adentatus spec. nov., *C. dentatus* spec. nov. and *Paratrichocladius brevicornis* n. sp. are described and the systematic position of each is discussed.

Dr. Mauri Hirvenoja, Sotilaskorventie 13, 01730 Vantaa 73, Finland.

Introduction

From the collections of Zoologische Staatssammlung, Munich, W-Germany, Dr. F. Reiss has kindly sent some specimens of Chironomids from Kashmir, India, most of which are described as new below. One of the specimens, a male from Lake Gangabhal, may be *Paracladius alpicola* (Zett.), but because the best differentation between this and *P. quadrinodosus* Hirv. is to be found in the pupae, the determination is somewhat uncertain. This specimen agrees quite well with the European specimens, but the anal point is stronger.

Cricotopus (Cricotopus) adentatus spec. nov.

Holotype male and allotype female from Lake Gangabhal, 3580 m, Kashmir, India, 14. VII. 1976, U. Gruber leg., in the collection of Zoologische Staatssammlung, Munich, W-Germany.

In so far as is possible to state without the immature stages, this new species is a member of the *tremulus*-group (HIRVENOJA 1973: 184). The chaetotaxy and the coloration agree with other species of this group. The hypopygium of the male resembles that of *Cricotopus tremulus* (L.) (? syn. *C. pedatus* Subl.). The shape of the gonocoxite lobe is, however, more obtuse and the AR lower than in *C. tremulus*. Also, the subapical denticle, typical of *tremulus*, is lacking on the dorsal edge of the gonostylus of the new species. Although the color patterns the female resembles those of *Cricotopus pulchripes* Verr., there are differences in the number of the tarsal sensillae chaeticae, probably in the form of the spermathecae, and also in the length of the flagellomeres. Thus the keys in HIRVENOJA (1973: 185) can be modified as follows:

Males

5 (3) Basal lobe of gonocoxite narrower, either foot-shaped or straight and directed medially 6

6 (7) Basal lobe foot-shaped.
6 a (6 b) AR > 1; genitalia, fig. 112–5,6 (HIRVENOJA 1973: 192) . . . . . *tremulus* (L.)
6 b (6 a) AR < 1; genitalia, fig. 1 . . . . . *adentatus* spec. nov.

Females

4 (2) Only ta_2 of p_I light.

4 a (4 b) Last flagellomere about as long as 3 preceding together. Length of spermathecae about 90 µm. About 40 sensilla chaeticae on the basal half of ta_1 of p_{II-III} . . . . . *pulchripes* Verr.

4 b (4 a) Last flagellomere shorter than 2 preceding together. Length of spermathecae about 140 µm. About 20 sensilla chaeticae on the basal half of ta_1 of p_{II-III} . . . . . *adentatus* spec. nov.

Description of the holotype male

Chaetotaxy of head and thorax very near that of *C. tremulus* (fig. 111 in Hirvenoja 1973). Head brown. Clypeus with 12 setae; temporal setae 10 on each side of the head. AR 0.60. Length of maxillary palpal segments in µm: 80, 140, 160 and 200.

Thorax darkened; scutal stripes darker than the prescutellar area, shoulders light; acrostichals 9; dorsocentrals more than 20; scutellars more than 10, nearly in one row.

Wings 2.9 mm, quite similar to those of *C. tremulus*. More than 10 setae on squama, 1 on brachiolum and 8 on radius. The coloration of legs about as in *C. pulchripes* (fig. 109 in Hirvenoja 1973): dark brown, except the white middle of tibiae and the white second tarsus of the fore leg, which is narrowly darkened at its apex (similar specimens of *tremulus* are also known from European mountains). Pulvilli not developed. BR of tarsal segments < 3. At least 5 sensilla chaeticae on the proximal part of the basitarsus of the hind leg. LR of fore leg 0.57, middle leg 0.45 and hind leg 0.50. Segments (fe–ta_5) of the legs in µm:

fore leg	930	1170	670	430	280	195	125
middle leg	1050	1040	465	280	195	130	110
hind leg	975	1160	575	325	250	140	110

Abdominal tergites darkened; the first and second hardly lighter than the remaining tergites. Sternites light with longitudinal dark stripes on the first and larger spots on the last. Gonocoxites and gonostyli white. Setal alveoli of the tergites pale with most of the setae distributed near the lateral and hind

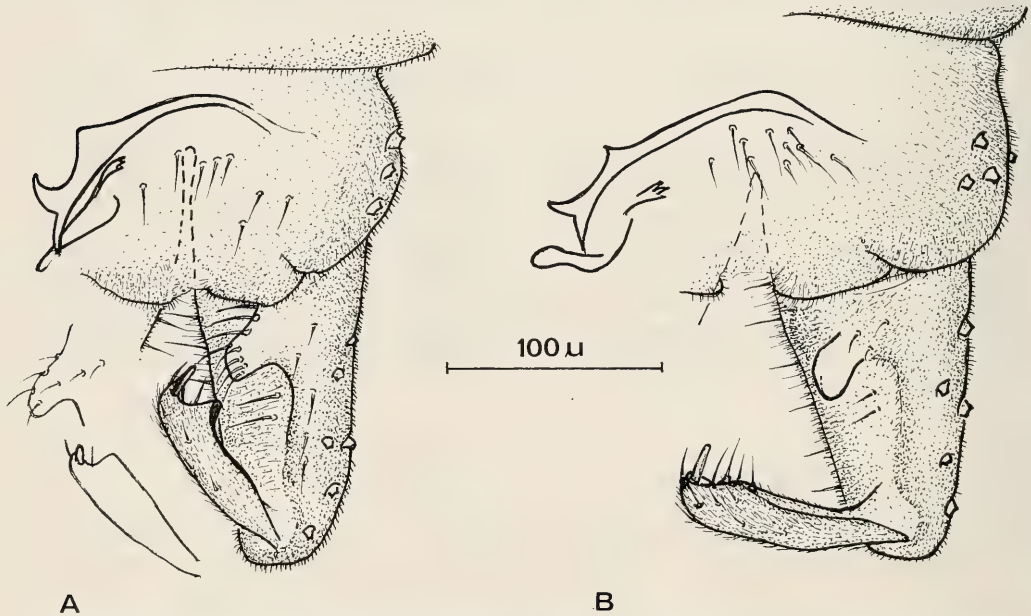


Fig. 1. Male genitalia of *Cricotopus (C.) dentatus* spec. nov. (A) and *C. (C.) adentatus* spec. nov. (B).

margins as most members of the *tremulus* group (fig. 2 A). Hypopygium (fig. 1 B) quite similar to that of *C. tremulus;* however the apex of the basal lobe is less foot-shaped and more obtuse. Anal point absent.

Allotype female

Coloration similar to that of the male but somewhat lighter; prescutellar area and scutellum not darkened. The last flagellomere of the antennae is shorter than two preceding together; length of maxillary palp segments in µm: 60, 120, 130 and 200.

Head and thoracic chaetotaxy: cl 15; 3 verticals and 3 postorbitals in different groups; about 25 a, 30 dc, 8–9 pa and 10 weak scutellars in one row.

Wing length 3 mm; 17–20 setae on squama, 1 on brachiolum, 8–9 on r_1 and 4–5 on the apical end of r_{4+5}. Tarsal setae short, BR < 2; about 20 sensilla chaeticae on the basal half of the basitarsus of the middle and hind legs. LR of fore leg 0.56, middle leg 0.43 and hind leg 0.51. Segments (fe–ta_5) of the legs in µm:

fore leg	915	1195	675	445	280	195	120
middle leg	1050	1055	435	295	195	130	120
hind leg	915	1175	600	335	250	150	110

The genitalia of the usual type for *Cricotopus.* Spermathecae about 140 µm long, probably oval (crumpled in the slide), with a short curved neck.

Cricotopus (Cricotopus) dentatus spec. nov.

Holotype and a paratype, both males, Khalsi, Ladakh, 3000 m, pasture with a brook, Kashmir, India, 9.7.1976, U. Gruber leg., in the collection of Zoologische Staatssammlung, Munich, W-Germany.

According to the chaetotaxy this new species could either be placed in the *reversus* group of the subgenus *Isocladius* or in the *cylindraceus* group of the subgenus *Cricotopus* s. str. Without females [1]) or immature stages it is difficult, with certainty, to determine the subgenus. The LR value of the known European species in the *reversus* group is about 0.50; in the *cylindraceus* group, on the other hand, it is about 0.60. Therefore it seem probable that *C. dentatus* is a member of the subgenus *Cricotopus.* The known species of the *cylindraceus* group have sensilla chaeticae on the middle leg; they seem to be lacking (?) in this leg of the new species. However, this character may be of minor importance.

The new species can be readily recognized by its low antennal ratio as well as the distinctive subapical tooth of the dorsal edge of the gonostylus. The key by Hirvenoja (1973: 214) can be modified as follows:

Males

1 (2) Legs nearly unicolorous.
  1 a (1 b) AR > 1; apical part of the dorsal edge of the gonostylus rounded . . . . . *coronatus* Hirv.
  1 b (1 a) AR < 1; apical part of the dorsal edge of the gonostylus forming a subapical tooth . . . . . *dentatus* spec. nov.

1) Most females in the subgenus *Isocladius* have (plesiomorphous) humeral setae on the postpronotum. These setae are not identical with those mentioned as humeral setae in the paper of Saether (1980: 11; cfr Osten-Sacken 1881 or Imms 1957: 594). Because the pupae have setae on the same place, they have been called humeral in the paper of Hirvenoja (1973). The humeral setae of Saether might perhaps (if necessary) be referred to as anterolateral dorsocentral setae.

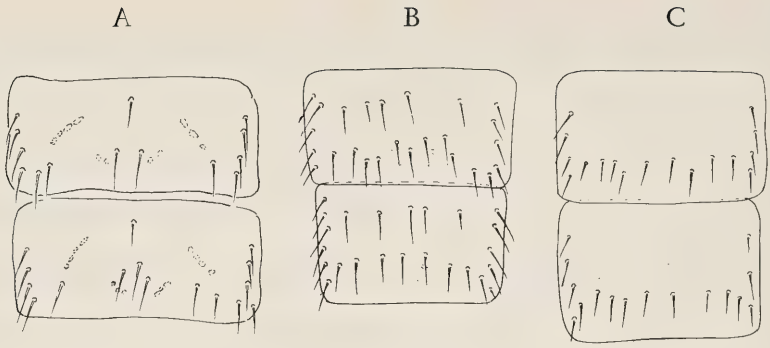


Fig. 2. Tergites III and IV of *Cricotopus (C.) adentatus* spec. nov. (A), *C. (C.) dentatus* spec. nov. (B) and *Paratrichocladius brevicornis* spec. nov. (C).

Description of the males

Head somewhat darkened. With 9–13 setae on the clypeus; the 3–4 inner verticals and 5–7 postorbitals are separated from each other in the temporal row. AR 0.73. Length of maxillary palpal segments in µm: 30–45, 90–120, 90–120 and 170–200.

Thorax light except scutal stripes, scutellum, postnotum, lateral spots and ventral part of the episternum, which are brown. The number of setae: antepronotals 3–4 (?), acrostichals 19–23, dorsocentrals < 24 (?), prealars 3–6, supra-alars 1, scutellars 10–17 nearly in one or two rows.

Wing-length 2.0–2.2 mm; venation similar to other species of the *cylindraceus* group. With 10–13 setae on squama and 4–7 on radius.

Legs nearly uniformly dark without clear light fasciae characteristic of many species of *Cricotopus;* proximal part of femora less pigmented. Tarsal beard of the fore leg short (BR < 2, hind leg < 3–4). LR of fore leg 0.58–0.59, middle leg 0.46–0.47 and hind leg 0.53–0.56. Segments (fe–ta_5) of the legs in µm:

fore leg	585–690	770–920	445–540	295–325	215–230	150–170	105–100
middle leg	630–735	665–770	305–360	195–215	150–160	100–120	85– 95
hind leg	635–760	740–875	390–485	215–270	150–195	105–120	100–105

Abdomen uniformly brownish except the hind margins of the last segments (sternites not visible). More than 20 setae on the tergites III and IV as in fig. 2 B; the chaetotaxy resembles that of the *cylindraceus* group. Hypopygium (fig. 1 A) dark, without an anal point. Gonocoxite lobe simple, somewhat parallelogram-shaped or conical. (The degree of projection is a function of mounting position.) Gonostylus with a characteristic subapical tooth on the dorsal edge.

Paratrichocladius brevicornis spec. nov.

Holotype male from the Lake Gangabhal, 3580 m, Kashmir, India, 14. 7. 1976, U. Gruber leg., in the collection of Zoologische Staatssammlung, Munich, W-Germany.

Because of its coloration this new species resembles some species of *Cricotopus.* The dorsocentral setae are also not very long; they are, however, arising from distinct pale alveoli as in other species of *Paratrichocladius;* and the hypopygium is similar to that of *P. rufiventris* (Meig.). The new species differs from *P. rufiventris* in the coloration of the legs, the AR, and the chaetotaxy of the abdomen.

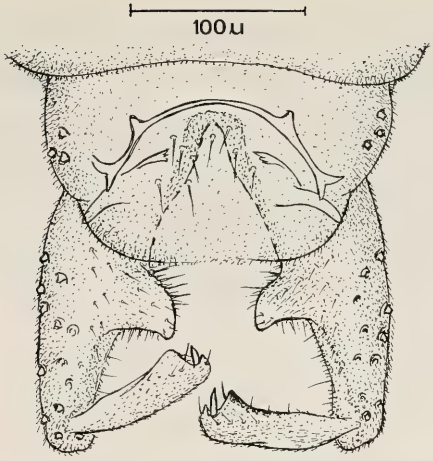


Fig. 3. Male genitalia of *Paratrichocladius brevicornis* spec. nov.

Description of the holotype male

Head brown. Clypeus with 10 setae, verticals and postoculars nearly in one row of 9–10 setae. AR 0.62. Length of maxillary palpal segments in µm: 45, 100, 110 and 200. Thorax darkened; scutal stripes darker than the prescutellar area. The number of acrostichals probably more than the 7 which are visible; dorsocentrals 8–9, arising from large pale alveoli; 3 prealars present, but supra-alars apparently lacking; scutellum with 9 quite weak setae nearly in one row.

Wing length 2.5 mm; squama with 5, brachiolum 1 and radius with 3–4 setae. Knob of halteres pale.

Legs brown with a broad, pale fascia on each tibia, especially in the fore leg; also the bases of the femora pale. Pulvilli absent. BR < 2. LR of fore leg 0.56, middle leg 0.45 and hind leg 0.49. Segments ($fe–ta_5$) of the legs in µm:

fore leg	695	845	480	305	215	130	85
middle leg	825	835	380	240	185	120	95
hind leg	825	980	480	280	230	130	105

Abdominal tergites darkened. Tergites 3 and 4 with 16 setae, which occur only on the hind and lateral margins of the tergite (fig. 2 C). The row of basal setae, which in *P. rufiventris* is usually present, is lakking in this species; in *P. rufiventris* these setae are about 100 µm long, while in *P. brevicornis* in contrast they are only 50 µm. The hypopygium (fig. 3) resembles that of *P. rufiventris.*

Acknowledgements

I wish to thank Professor James E. Sublette for checking the English language of this paper.

Literature

HIRVENOJA, M. 1973: Revision der Gattung *Cricotopus* van der Wulp und ihrer Verwandten (Diptera, Chironomidae). – Ann. Zool. Fennici **10**: 1–363

IMMS, A. D. 1957: A general textbook of entomology, including the anatomy, physiology, development and classification of insects. – 9. ed. London, 886 pp.

OSTEN-SACKEN, C. R. 1881: An essay on comparative chaetotaxy, or the arrangement of characteristic bristles of Diptera. – Mitt. Münchener Entomol. Ver. 1881: 121–138

SAETHER, O. A. 1980: Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). – Entomologica Scandinavica Suppl. **14**: 1–51

SPIXIANA	Supplement 11	167–171	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

Two new species of Paramerina Fittkau from India

(Diptera, Chironomidae)

By **P. K. Chaudhuri** and **R. K. Debnath**

CHAUDHURI, P. K. & R. K. DEBNATH (1985): Two new species of *Paramerina* Fittkau (Diptera: Chironomidae) from India. – Spixiana, Suppl. 11: 167–171.

Two new species, *Paramerina inficia* and *P. quininficia* are described from India.

Dr. P. K. Chaudhuri, Dr. R. K. Debnath, Department of Zoology, University of Burdwan, Burdwan 713104, India.

Paramerina was established as a distinct genus by FITTKAU (1962) with *Tanypus cingulata* Walker as type of the genus. Though HAMILTON, SAETHER and OLIVER (1969) treated it as a subgenus of the genus *Zavrelimyia,* the treatment by FITTKAU as a genus is accepted by most present day workers. *Paramerina* has been recorded many times from many parts of the world, but only three species: *Paramerina acuta* (Johannsen), *P. delosa* (Johannsen) and *P. ignobilis* (Johannsen) are known from Java and Sumatra in the Oriental Region (SUBLETTE and SUBLETTE, 1973). This paper reports the first record of the genus from India.

We have followed ROBACK (1971) and SAETHER (1980) for terminology and morphology in the descriptions of the species.

The holotypes are deposited in the collection of the Entomological Department of the University of Burdwan, India. Paratypes are deposited in the National Zoological Collections at the Zoological Survey of India, Calcutta, British Museum (Natural History), London, Zoologische Staatssammlung, München, and in the United States National Museum, Washington D. C.

Paramerina inficia spec. nov.

Male:

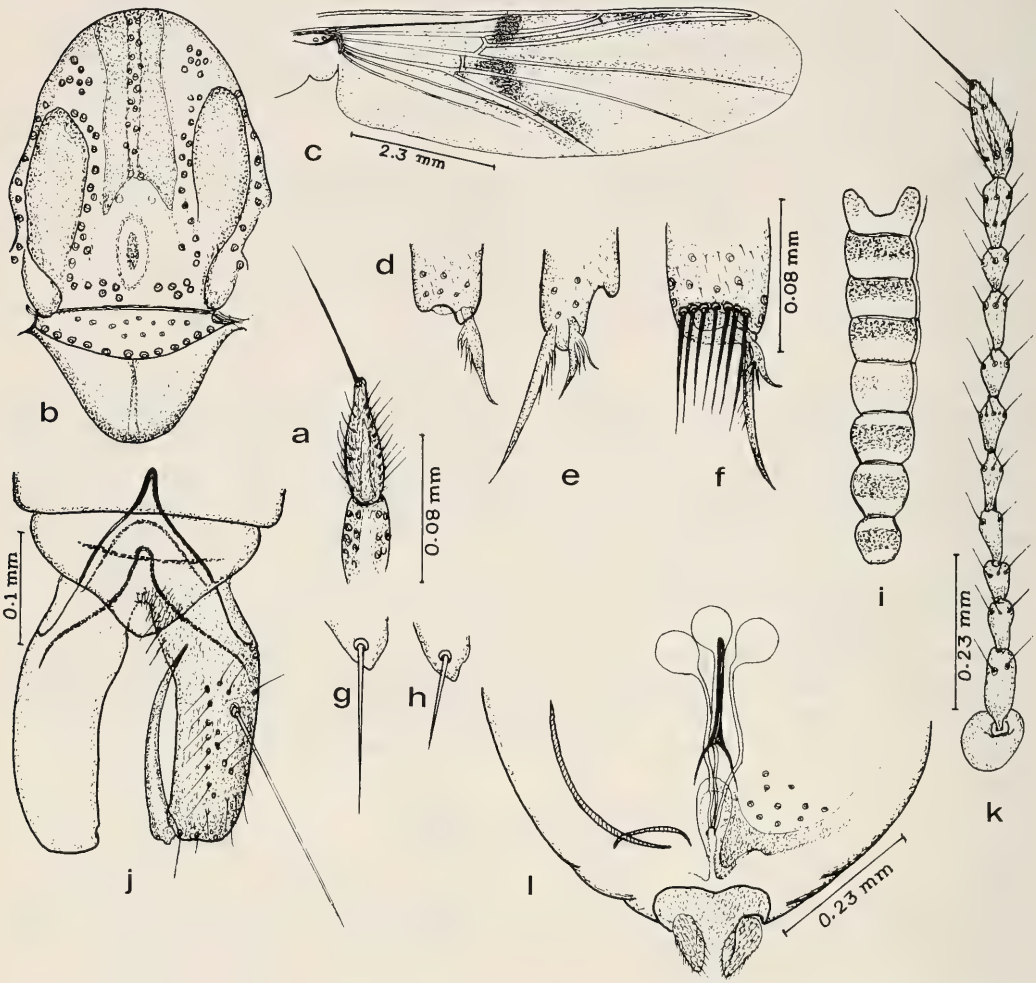
Yellow. Body length 3.15 (2.51–3.47, n=5) mm, wing length 1.54 (1.46–1.64, n=5) mm and wing width 0.48 (n=5) mm.

Head. Brown. Vertex brown with 11 (postoculars 6, outer verticals 3 and inner verticals 2) setae. Corona without seta. Clypeus with 16–21 (21) setae, clypeal ratio 2.0. Maxillary palp ligth brown, palpomeres cylindrical, ratio of length of palpomeres I–V 3:4:9:12:21, L/W 4.5. Eyes bare with a dorsal extension 0.15 mm long. Antenna brown, flagellomere XV (Fig. 1a) narrowed, with an apical seta, ratio of length of flagellomeres II–XV 10:6:9:8:8:9:9:10:10:9:10:10:150:16, AR 1.53. CA 0.47, CP 0.78. Pedicel ratio 0.9.

Thorax (Fig. 1b). Yellow. Antepronotum with 4 antepronotals. Longitudinal vittae present, middle pair more anterior, each lateral one extended to prescutellum. Acrostichals 24, in two close rows running across the prescutellar area; dorsocentrals 16, in two irregular rows; prescutellars 5; humerals 7, prealars 9. Scutellum with 12 large setae at its posterior margin, postnotum dark brown.

Wing (Fig. 1c). Pale yellow. Brachiolum with 3 setae and 3 sensilla. Macrotrichia dense and well distributed over the membrane and veins. Wing with light yellow patch at the base of r_1, r_{2+3} and r_{4+5}; r_{4+5}

ends proximal to cu_1. Costa barely extended; an ends distal to f-cu. Ratio of length of wing from arculus to m-cu and from m-cu to the wing tip, 36:81; ratio of length of m-cu and the length of wing from f-cu to m-cu 4:5; ratio of length of r-m and the length of m-cu 6:4. Squama with 20 setae. Haltere pale, knob with 5 setae. VR 1.09. CR 0.15.



Figs. 1a–l. *Paramerina inficia* spec. nov. (♂, ♀): a. flagellomere XV, b. thorax, c. wing, d. spur of fore tibia, e. spurs of mid tibia, f. spurs of hind tibia, g–h. preapical spurs of mid tarsomeres I–II, i. abdomen, j. hypopygium of ♂; k. antenna, l. genitalia of ♀.

Legs. Pale yellow with no markings. Spur of fore tibia (Fig. 1d) 0.03 mm long, bearing 4 small teeth; spurs of mid tibia (Fig. 1e) unequal, 0.03 mm and 0.045 mm long, smaller spur lyrate with 4 teeth; spurs of hind tibia (Fig. 1f) also unequal, 0.04 mm and 0.09 mm long, smaller spur lyrate with 4 teeth in each spur. Tarsomeres I–II of mid leg with preapical spurs (Figs. 1g–h). Hind tibial comb with 7 setae 0.07–0.12 (n=6) mm long.

Proportions and ratios of leg segments:

	Fe	Ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5	LR	TR
P_1	44	53	40	27	19	11	7	0.75	–
P_2	52	46	45	25	16	9	6	0.97	–
P_3	45	60	44	30	20	14	7	0.73	1.46

Abdomen (Fig. 1i). Yellow with base of II–IV and VIII brown. Tergite V pale. Hypopygium (Fig. 1j). Anal point membranous and scale like. Gonocoxite elongate, cylindrical, and about three times as long as broad, bearing a dorsomedian patch of short setae; gonostylus elongated, slender, enlarged at base and slightly bent, ending in a tooth of 0.012 mm long. Strut 1 0.15 mm long, strut 3 enlarged, each arm 0.08 mm long. HR 1.25, HV 2.4.

Female:

Body length 2.12 (1.99–2.29, n=5) mm, wing length 1.6 (1.51–1.72, n=5) mm, and wing width 0.63 (0.60–0.65, n=5) mm.

Similar to male with usual sexual differences. Antenna (Fig. 1k) slightly brown, flagellomere XII longest and others fusiform, about twice as long as wide. Genitalia (Fig. 1l). Notum 0.16 mm long, longer than ramus. Gonapophysis VIII triangular, gonapophysis IX weak. Gonotergite IX relatively well developed. Gonocoxapodeme thickened with ridge along the caudolateral margin. Coxosternapodeme slightly curved and weak. Labia with microtrichia. Seminal capsule balloon-shaped, measuring 0.05 mm long and 0.04 mm wide; ratio of length of seminal capsule to that of notum 15:43.

Material examined: Holotype ♂ (Type no. 121, B. U. Ent.), West Bengal, Raniganj, February 10, 1979, Coll. R. K. Debnath. Allotype data same as holotype. Paratypes 5♂♂, 3♀♀, Basirhat, April 9, 1978, Coll. M. Nath; 4♂♂, 2♀♀, Burdwan, February 16, 1978, Coll. S. K. Nandi; 2♂♂, 2♀♀, Calcutta, April 23, 1978, Coll. D. K. Nath; 1♂, Rahara, February 25, 1979, Coll. P. K. Chaudhuri.

Remarks: *Paramerina inficia* is named for the markings at the anterior and median parts of the wing. The tibial spurs and claws of *P. cingulata* (Walker) from Europe and *P. nigromarmorata* (Goetghebuer) from Africa are quite similar to this species. In the wing, tibial spurs, abdomen, and hypopygium, *P. inficia* resembles *P. septemguttata* (Freeman) from Africa, and *P. testa* Roback, and *P. smithae* (Sublette) from North America. The following combination of characters justifies its consideration as a new member in the genus *Paramerina* Fittkau: prescutellars forming a cluster; wing with light yellow patch at the base of r_1, r_{2+3} and r_{4+5}; teeth on the tibial spurs; colour pattern of the abdomen and dorsomedian patch on the gonocoxite.

Paramerina quininficia spec. nov.

Male:

Pale yellow. Body length 2.93 (2.77–3.12, n=5) mm, wing length 1.45 (1.17–1.60, n=5) mm and wing width 0.49 (n=5) mm.

Head. Brown. Vertex slightly yellow with 15 (postoculars 9, outer verticals 4 and inner verticals 2) setae. Corona without seta. Clypeus elongated with 18 setae, clypeal ratio 1.6. Maxillary palp white, palpomeres cylindrical, ratio of palpomere length I–V 3:5:8:11:18, L/W 2.6. Eyes bare with a dorsal extension 0.12 mm long. Antenna light brown, flagellomeres II–XIII cylindrical, flagellomere XV (Fig. 2a) narrowed, flagellomere V with an apical seta, ratio of flagellomere length II–XV 5:7:7:7:7:7:7:7:7:8:8:116:10, AR 1.5. CA 0.5, CP 0.51. Pedicel ratio 0.88.

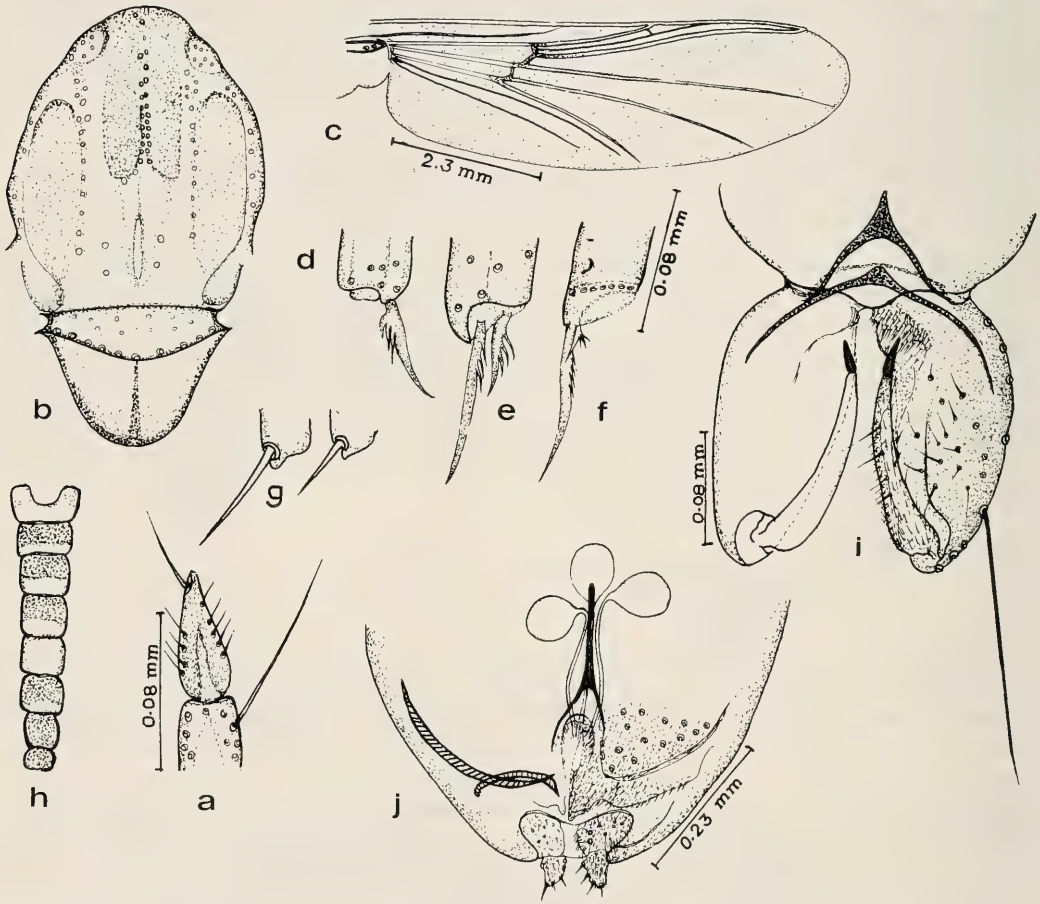
Thorax (Fig. 2b). Yellow. Antepronotum reduced with 3 antepronotals. Longitudinal vittae often extendly to prescutellum. Acrostichals 28, in two close rows; dorsocentrals 13, multiserial, but uniserial posteriorly; prescutellars 2; humerals 7; prealars 6. Scutellum with 10 large setae at posterior margin, postscutellum dark brown.

Wing (Fig. 2c). Pale yellow. Brachiolum with 3 setae and 3 sensilla. Macrotrichia dense and distributed like *inficia.* Wing without any markings or patch; other characters like *inficia.* Ratio of length of wing from arculus to m-cu and the length of wing from m-cu to the wing tip 25:52; ratio to length of m-cu and the length of wing from m-cu to the wing from f-cu to m-cu 5:7; ratio of length of r-m and the length of m-cu 8:5. Squama with 18–19 setae. Haltere pale and knob with 3 setae. VR 1.03, CR 0.87.

Legs. Light yellow without any marking. Spur of fore tibia (Fig. 2d) 0.04 mm long, bearing 3 teeth; spurs of mid tibia (Fig. 2e) unequal 0.03 mm and 0.06 mm long, smaller spur with 3 teeth; spurs of hind tibia (Fig. 2f) also unequal, 0.02 mm and 0.07 mm long, smaller spur with 3 teeth; Tarsomeres I–II of mid leg with preapical spurs (Fig. 2g). Hind tibial comb with 7 setae 0.04–0.06 (n=5) mm long.

Proportions and ratios of leg segments:

	Fe	Ti	ta_1	ta_2	ta_3	ta_4	ta_5	LR	TR
P_1	44	48	37	25	17	10	6	0.77	–
P_2	53	46	42	20	14	11	5	0.91	–
P_3	45	53	43	25	17	12	6	0.81	1.72



Figs. 2a–j. *Paramerina quininficia* spec. nov. (♂, ♀): a. flagellomere XV, b. thorax, c. wing, d. spur of fore tibia, e. spurs of mid tibia, f. spurs of hind tibia, g. preapical spurs of mid tarsomeres I–II, h. abdomen, i. hypopygium of ♂; j. genitalia of ♀.

Abdomen (Fig. 2h). Yellow with dark brown broad bands at the base of tergites II–IV; tergite V without any band; tergites VI–VIII entirely brown with long setae. Hypopygium (Fig. 2i). Anal point short, like a protuberance. Gonocoxite pale, cylindrical, about three times as long as broad and bearing a dorsomedian patch of microtrichia ventromedially; gonostylus elongated, 0.17 mm long and narrowed, ending in a sharp tooth. Strut 1 0.11 mm long, strut 3 well developed, each arm 0.09 mm long. HR 1.33, HV 2.32.

Female:

Body length 1.40 (1.35–1.73, n=5) mm, wing length 1.17 (1.11–1.2, n=5) mm and wing width 0.45 mm.

Similar to male with usual sexual differences. Genitalia (Fig. 2j). Notum 0.19 mm long, longer than ramus. Gonapophysis VIII triangular, gonapophysis IX weak like *inficia*. Gonotergite IX well developed. Gonocoxapodeme thick. Coxosternapodeme thickened and slightly curved. Labia with microtrichia. Seminal capsule baloon-shaped, measuring 0.04 mm long and 0.03 mm wide; ratio of the length of seminal capsule to that of notum 13:49.

Material examined. Holotype (Type no. 122, B. U. Ent.), West Bengal, Raniganj, February 27, 1978, Coll. R. K. Debnath. Allotype, data same as holotype. Paratypes 5♂♂, 2♀♀, Bongaon, September 24, 1979, Coll. C. Bhowmick; 10♂♂, 3♀♀, Basirhat, June 24, 1979, Coll. S. Nath; 5♂♂, 1♀ Durgapur, October 27, 1977, Coll. P. K. Chaudhuri; 2♂♂, Garia, September 6, 1979, Coll. S. Roy; 2♂♂, Naihati, September 15, 1980, Coll. P. Dutta.

Remarks: *Paramerina quininficia* is named for the unmarked wing. This species more closely resembles *P. inficia* than to *P. cingulata* (Walker) in tibial spurs, claw, and the male hypopygium. Similarly, it also resembles *P. vaillanti* Fittkau. *P. quininficia* looks more or less like *P. testa* in the wing, abdomen and male hypopygium; and, *P. hanseni* Roback, in the wing, tibial spur and male hypopygium. But the following combination of characters undoubtedly places it as a new species, distinct from these already described: unmarked wing, chaetotaxy of thorax; teeth in the tibial spurs; colour pattern of abdomen and the characters of male hypopygium.

Acknowledgements

We are greatful to Professor A. D. Harrison of the University of Waterloo (Canada) for kindly looking over the descriptions and confirming the species identifications. Sincere thanks are also due to the Head of the department of Zoology, University of Burdwan for laboratory facilities.

References

FITTKAU, E. J. 1962. Die Tanypodinae (Diptera: Chironomidae). Die Tribus Anatopyniini, Macropelopiini und Pentaneurini. Abh. Larvalsyst. Insekten **6:** 1–453

HAMILTON, A. L., SAETHER, O. A. and OLIVER, D. R. 1969. A classification of the nearctic Chironomidae. Fish. Res. Bd. Can. Tech. Rep. **124:** 42 pp.

ROBACK, S. S. 1971. The subfamily Tanypodinae in North America. (The adults of the subfamily Tanypodinae in North America). Monogr. Acad. nat. Sci. Philad. **17:** 1–410

SAETHER, O. A. 1980. Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). Ent. Scand. Suppl. **14:** 51 pp.

SUBLETTE, J. E. and SUBLETTE, M. S. 1973. Family Chironomidae. In: Delfinado, M. and Hardy, E. D. (eds): Catalogue of the Diptera of the Oriental region **1:** 289–422, Suborder Nematocera, Hawaii.

SPIXIANA	Supplement 11	173–178	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

Die panamerikanisch verbreitete Tanytarsini-Gattung Skutzia gen. nov.

(Diptera, Chironomidae)

Von **Friedrich Reiss**

Zoologische Staatssammlung München

Reiss, F. (1985): Die panamerikanisch verbreitete *Tanytarsini*-Gattung *Skutzia* n. gen. (Diptera, Chironomidae). – Spixiana, Suppl. 11: 173–178.

A new genus, *Skutzia* n. gen., of Tanytarsini is established, and two new species are described based upon male imagines. *Skutzia inopinata* n. sp. is known from western North America and *Skutzia bahiensis* n. sp. from eastern Brazil. Larvae, pupae and their ecology are unknown.

Dr. Friedrich Reiss, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstr. 21, D-8000 München 60

Einleitung

Wie zahlreiche andere Tiergruppen, so besitzen auch die Chironomidae Nordamerikas in den südlichen Staaten der USA neotropische Faunenelemente, die jedoch erst in den letzten Jahren als solche erkannt und taxonomisch bearbeitet wurden (vgl. Reiss and Sublette 1985). Ein weiteres interessantes Beispiel panamerikanischer Verbreitung bei Chironomiden bietet die im folgenden behandelte Gattung *Skutzia* mit zwei, einander nahestehenden, neuen Arten exklusiv nord- oder südamerikanischen Vorkommens.

Für die Überlassung des Materials danke ich Herrn Dr. D. R. Oliver, Ottawa, und Herrn J. A. Winder, Curitiba.

Skutzia gen. nov.

Typusart ist *Skutzia inopinata* spec. nov.

Imago ♂:

Klein, Flügellängen 1,0–1,2 mm.

Färbung: In alkoholfixiertem Zustand gelbbraun. Thorax mit braunen, getrennten Vittae und braunem Postnotum. Scutellum hell. Flügel ungefleckt, Beine einfarbig.

Kopf: Augen dorsal stegartig verlängert, nackt. Stirnzapfen fehlen. Palpenglieder nicht reduziert. Antennen mit 12 Flagellomeren, Grenzen zwischen den beiden apikalen Flagellomeren teilweise schwer erkennbar. Antennenhaarbusch nicht reduziert. AR niedrig, immer unter 0,9, bei einer Art unter 0,5 liegend.

Thorax: Scutum ohne Tuberkel. Acrostichalborsten lang, in Doppelreihe am Antepronotum beginnend, Zahl zwischen 8 und 16 liegend. Dorsocentralborsten in einfacher Reihe, jederseits etwa 5–8.

Zahl der Scutellumborsten mit 3–4 niedrig und relativ konstant. Nur 1 Praealarborste jederseits vorhanden.

Flügel: C über M_{3+4} oder leicht distal davon endend. Dicht mit langen Makrotrichien bestanden.

Beine: Vordertibia mit 1 schlanken, geraden Sporn. Mittel- und Hintertibien mit 2 kurzen, weit getrennten und ungespornten Kämmen. Alle Tarsenglieder ohne sensilla chaetica. Klauen spitz, Pulvillen fehlen. Vordertarsen nicht gebartet. LR-Werte zwischen 1 und 1,4 liegend.

Hypopyg: Analtergitbänder kurz bis sehr kurz, median weit getrennt. Lateralzähne des Analtergits fehlend. Zahlreiche (9–15), lange und kräftige Analtergitborsten vorhanden. Analspitze mäßig lang, breit und distal stumpf gerundet. Ein Paar mäßig hohe, distal verwachsene Analkämme vorhanden. Dornen an der Basis der Analspitze fehlend. Anhänge 1 basal breit, Distalteil sehr schlank, lang und sichelförmig medianwärts gekrümmt; ohne Mikrotrichien, distal mit einer Gruppe von 2–3 langen Setae, lateral mit 3–4 langen Setae, die paarig angeordnet sind und meist in Längsrichtung des Anhanges verlaufen. Basalmedian am Anhang 1 eine auf einem Tuberkel stehende Seta. Anhang 1a fehlend, ebenso die zugehörige Skleritspange. Anhänge 2 in der Länge nicht reduziert und mit dem üblichen distalen Besatz einwärts gekrümmter Setae. Anhänge 2a gerade, 15–26 µm lang, distal mit einem Busch schlanker, spitzer Lamellenborsten bestanden. Gonostyli sehr kurz, kürzer als die Gonocoxite, distal mit einem zahnförmigen Fortsatz.

Differentialdiagnose

Von den Gattungen des Subtribus Zavreliina - *Stempellina* (a), *Constempellina* (b), *Stempellinella* (c), *Zavrelia* (d) und *Neostempellina* (e) (vgl. Diskussion zur systematischen Stellung von *Skutzia)* – unterscheidet sich *Skutzia* als ♂ Imago in folgenden Merkmalen: Augen dorsal stegartig verlängert (bei a–e ovoid bis leicht nierenförmig); Scutumhöcker und Pulvillen fehlen (bei a–b vorhanden, bei c–e fehlend); paariger Analkamm vorhanden (bei a–b fehlend, bei c–e vorhanden); Analtergit an der Basis der Analspitze ohne Dornen (bei c–d mit Dornen, bei a–b und e ohne Dornen); Anhang 1 im Distalteil sehr stark fingerförmig verlängert und medianwärts gekrümmt (bei a–b kurz fingerförmig und gerade, bei c–e plattenförmig abgeflacht und kurz); Gonostylus sehr kurz und mit Distalzahn (bei c–d sehr kurz und ohne Distalzahn, bei a–b und e von normaler Länge und ebenfalls ohne Distalzahn).

Habituell sind die beiden *Skutzia*-Arten bei binokularer Vergrößerung an den dünnen und langen, sichelförmig medianwärts gebogenen Hypopyganhängen 1, in Verbindung mit den kurzen Gonostyli, zu erkennen.

Skutzia inopinata spec. nov.

Imago ♂:

Größe: Kleine Art, Flügellänge 1,2 mm (n = 3).

Färbung: In alkoholfixiertem Zustand gelbbraun. Vittae braun, getrennt. Postnotum, Praeepisternum, Scapi und Beine ebenfalls braun. Scutellum und Halteren hell.

Antenne: Mit 12 Flagellomeren; die Grenze zwischen den beiden apikalen Flagellomeren schwer zu erkennen. AR = 0,46–0,49 (M = 0,48; n = 4).

Kopf: 9–12 Clypeusborsten und 8–10 Vertikalborsten (n = 4). Länge der Palpenglieder 2–5 in µm: 38, 95, 98, 150.

Thorax: 8–10 Acrostichalborsten, 5–7 Dorsocentralborsten, 4 Scutellumborsten und 1 Praealarborste (n = 4).

Flügel (Abb.1): C nicht über R_{4+5} hinaus verlängert und über M_{3+4} endend. An deutlich proximal FCu endend. R_{2+3} im distalen Teil schwach angedeutet.

Abb. 1: *Skutzia inopinata*, ♂ Flügel.

Beine: Länge der Glieder in µm:

	Fe	Ti	Ta_1	Ta_2	Ta_3	Ta_4	Ta_5
P_I	268	212	221	127	94	65	35
P_{II}	295	227	130	62	44	33	27
P_{III}	310	274	171	100	83	53	33

LR = 1,04 (n = 1).

Hypopyg (Abb. 2): Analtergitbänder sehr kurz. Zahl der Analtergitborsten 10–15. Anhänge 1 mit 3 apikalen Makrosetae und meist 4 lateralen Makrosetae (in einem Falle nur 3), die die Tendenz zur paarigen Anordnung zeigen. Anhänge 1a fehlend. Anhänge 2 im Medianteil kaum verengt und dadurch ohne keulig verdickten Distalteil. Anhänge 2a gerade, kurz (etwa 15 µm lang) und distal mit einem Busch lanzettförmiger Lamellenborsten. Gonostyli distal mit einem zarten und spitzen dornförmigen Fortsatz.

Imago ♀, Larve und Puppe: Unbekannt.

Material: 4 ♂♂ Imagines als Euparal-Dauerpräparate, Canada, Vancouver Island, B. C., Skutz Falls, Lake Cowichan, 23.7.1979, leg. I. M. Smith, Kescherfang in der Vegetation. Der Holotypus befindet sich in der Canadian National Collection, Ottawa; Paratypen in der CNC und der Zoologischen Staatssammlung München.

Verbreitung: Nur vom locus typicus bekannt. Das Sammelhabitat der Imagines ist die Vegetation entlang eines kalten, kleinen Zuflusses zum Cowichan River (Skutz Creek).

Skutzia bahiensis spec. nov.

Imago ♂:

Größe: Kleine Art, Flügellänge 1,0–1,1 mm (n = 12).

Färbung: In alkoholfixiertem Zustand gelbbraun. Vittae und Postnotum hellbraun. Scutellum und Scapi hell.

Antenne: Mit 12 Flagellomeren. AR = 0,74–0,84 (M = 0,80; n = 11).

Kopf: 12–16 Clypeusborsten und 8–10 Vertikalborsten (n = 9). Länge der Palpenglieder 2–5 in µm: 35, 68, 75, 120.

Thorax: 14–16 Acrostichalborsten, 6–8 Dorsocentralborsten, 3–4 Scutellumborsten und 1 Praealarborste (n = 7–9).

Flügel: C nicht über R_{4+5} hinaus verlängert und deutlich distal M_{3+4} endend. An und R_{2+3} wie bei *S. inopinata*.

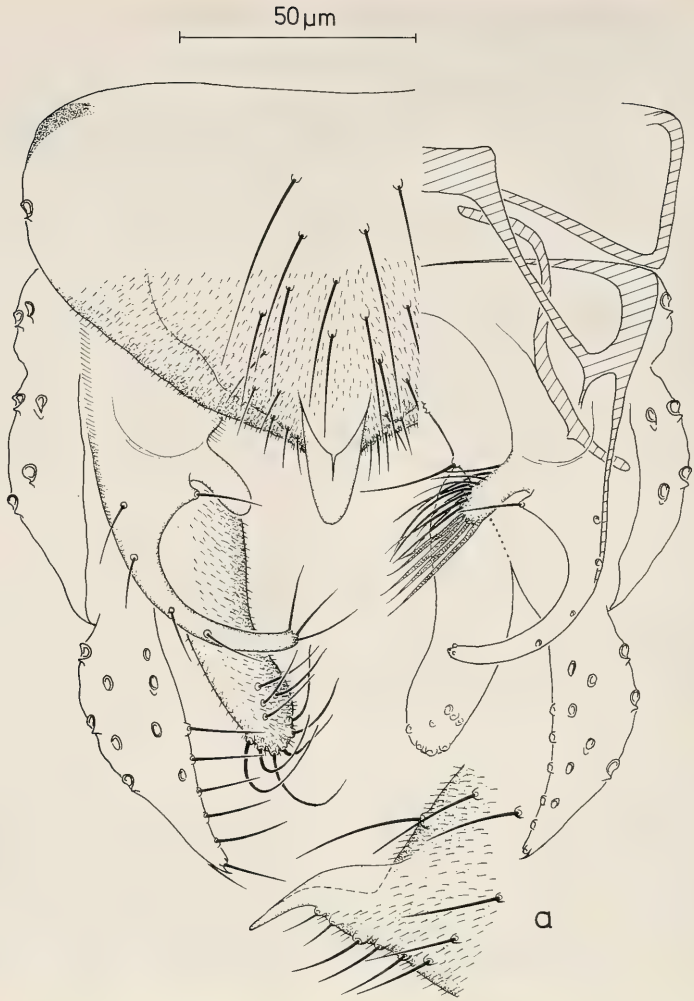


Abb. 2: *Skutzia inopinata,* Hypopyg dorsal. a. Analspitze lateral.

Beine: Länge der Glieder in µm:

	Fe	Ti	Ta_1	Ta_2	Ta_3	Ta_4	Ta_5
P_I	257	183	260	139	115	74	38
P_{II}	274	207	139	59	46	33	24
P_{III}	289	236	183	91	86	50	30

LR = 1,32–1,42 (M = 137; n = 12).

Hypopyg (Abb. 3): Analtergitbänder median um die basale Analspitzenbreite getrennt. Zahl der Analtergitborsten ca. 7–10. Anhänge 1 mit 2–3 apikalen Makrosetae und 4 in zwei Paaren angeordneten lateralen Makrosetae, die in Längsrichtung des Anhanges verlaufen und dadurch schwer zu erkennen sind. Anhänge 1a fehlend. Anhänge 2 median verschmälert und dadurch distal keulig verdickt erscheinend. Anhänge 2a gerade, mittellang (etwa 25 µm lang) und distal mit einem Busch lanzettförmiger Lamellenborsten. Gonostyli distal mit einem kräftigen, stumpf gerundeten, zahnartigen Fortsatz.

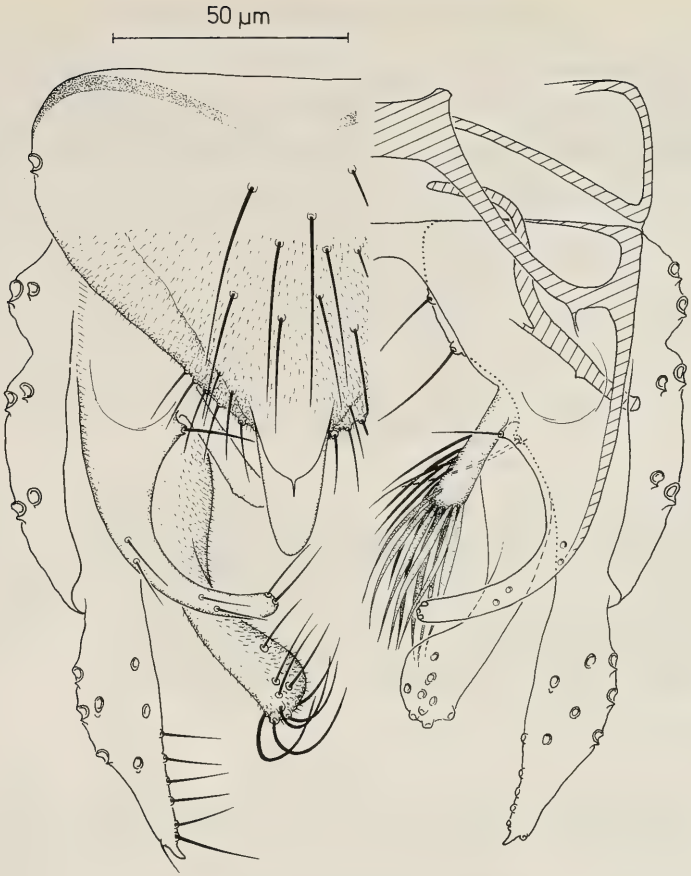


Abb. 3: *Skutzia bahiensis,* Hypopyg dorsal.

Imago ♀, Larve und Puppe: Unbekannt.

Material: 12 ♂♂ Imagines als Kanadabalsam-Dauerpräparate, Brazil, Bahia, Itabuna, 1970, leg. J. A. Winder. Der Holotypus befindet sich im Museum des INPA in Manaus, Brasilien. Paratypen sind in der Zoologischen Staatssammlung München, im Britischen Museum London und in der Canadian National Collection, Ottawa, deponiert.

Verbreitung: Nur vom locus typicus bekannt. Das Material stammt von ,,cacao pollination projects at CEPLAC, Itabuna".

Differentialdiagnose

Skutzia inopinata spec. nov. unterscheidet sich in folgenden Merkmalen von *Skutzia bahiensis* spec. nov. : R_{4+5} über dem Distalende von M_{3+4} endend (bei *bahiensis* deutlich distal davon endend); Hypopyganhang 2 median nicht verengt und distal nicht keulig verdickt (bei *bahiensis* median verengt und distal verdickt); Hypopyganhang 2a kürzer als 20 µm (bei *bahiensis* länger als 20 µm); Gonostylus mit zartem, spitzen Apikaldorn (bei *bahiensis* mit kräftigem, stumpfen Apikalzahn); AR niedriger als 0,50 (bei *bahiensis* höher als 0,70).

Systematische Stellung der Gattung Skutzia

Die Gattung *Skutzia* läßt sich nach ♂ Imaginalmerkmalen in das von SAETHER (1977: 138) errichtete Subtribus Zavreliina des Tribus Tanytarsini mit den Gattungen *Constempellina* Brundin, *Neostempellina* Reiss, *Stempellina* Thien. & Bause, *Stempellinella* Brundin und *Zavrelia* Kieffer, stellen. Hierfür spricht der vollständig fehlende Hypopyganhang 1a, dessen Skleritaufhängung ebenfalls nicht zu erkennen ist. Bei den Arten des Subtribus Tanytarsina, denen gelegentlich der Hypopyganhang 1a ebenfalls fehlt, ist das entsprechende Sklerit vorhanden, so etwa bei *Rheotanytarsus*-Arten (LEHMANN 1970, Abb. 2, 19, 26, 31). Außerdem besitzen *Skutzia* und fast alle übrigen Zavreliina-Gattungen, mit Ausnahme von *Constempellina* und der Art *Stempellinella minor* (Edwards), lange, kräftige und meist zahlreiche Analtergitborsten, die ein ausgedehntes medianes Feld auf dem Analtergit einnehmen. Im Subtribus Tanytarsina dagegen sind die Analtergitborsten in der Regel kurz, dünn und auf ein eng begrenztes Feld im basalen Anschluß an die Analspitze konzentriert oder fehlen gänzlich. Auch die kurzen, weit getrennten und spornlosen Kämme der Mittel- und Hintertibien von *Skutzia* entsprechen denen der meisten Zavreliina-Gattungen. Ebenfalls allen Zavreliina-Gattungen gemeinsam ist die geringe Körpergröße.

Innerhalb der Zavreliina mit ihren ovoiden bis höchstens schwach nierenförmigen Augen, zeichnet sich *Skutzia* durch die dorsal kräftig stegartig verlängerten Augen, die extrem schlanken und langen Hypopyganhänge 1 sowie den einmaligen zahnförmigen Fortsatz am Distalende der Gonostyli aus. Die beiden letztgenannten Merkmale können als Autapomorphien gedeutet werden.

Leider sind die Larven und Puppen, die zur Beurteilung der systematischen Stellung von *Skutzia* innerhalb der Tanytarsini besser geeignet wären als die Imagines, unbekannt. An ihren Merkmalen wird sich erweisen müssen, ob die obige Zuordnung von *Skutzia* richtig ist.

Verbreitung

Die beiden einzigen derzeit bekannten Vorkommen von *Skutzia* auf den beiden amerikanischen Subkontinenten, mit *S. inopinata* im kühlgemäßigten Küstenregenwald Westkanadas und *S. bahiensis* im tropischen Ostbrasilien, lassen keine Aussage über die Herkunft der Gattung zu. Während panamerikanische Faunenelemente mit offenbar südamerikanischer Herkunft unter den Chironomiden bisher in ihrer nordamerikanischen Verbreitung überwiegend auf den warmen Süden der USA begrenzt sind, weicht *Skutzia inopinata* mit ihrem Vorkommen an der kanadischen Westküste von dieser Regel ab. Es bleibt abzuwarten, ob weitere Funde von *Skutzia* Hinweise auf die Herkunft erbringen.

Literatur

LEHMANN, J. 1970: Revision der europäischen Arten (Imagines ♂♂ und Puppen ♂♂) der Gattung *Rheotanytarsus* Bause (Dipt., Chironomidae). – Zool. Anz. **185:** 344–378

REISS, F. & SUBLETTE, J. E. 1985: *Beardius* new genus with notes on additional Pan-American taxa (Diptera, Chironomidae). – Spixiana Suppl. **11:** 179–193

SAETHER, O. A. 1977: Female genitalia in Chironomidae and other Nematocera: morphology, phylogenies, keys. – Bull. Fish. Res. Bd Can. **197:** 209 pp.

SPIXIANA	Supplement 11	179–193	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

Beardius new genus with notes on additional Pan-American taxa

(Diptera, Chironomidae)

By **Friedrich Reiss**
Zoologische Staatssammlung
and
James E. Sublette *)
University of Southern Colorado

Reiss, F. & J. E. Sublette (1985): *Beardius* new genus with notes on additional Pan-American taxa (Diptera, Chironomidae). – Spixiana, Suppl. 11: 179–193.

A new genus, *Beardius* gen. nov., of Chironomini is established and three new species are described. *Beardius parcus* spec. nov. is widely distributed in the tropical lowlands of South America. *Beardius truncatus* spec. nov. is knows from western North America and *Beardius breviculus* spec. nov. from Panama.

Dr. Friedrich Reiss, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstr. 21, D-8000 München 60

Prof. Dr. J. E. Sublette, Office of Research and Graduate Studies, University of Southern Colorado, 2200 Bonforte Boulevard, Pueblo, Colorado 81001, U.S.A.

Introduction

In comparing Nearctic and Neotropical chironomids, we were impressed with the similarity of certain species in several genera which occur in the southern and southwestern part of the United States with those which occur in the Amazon Valley of Brazil. A comparison of three closely related species, one from Brazil and Venezuela, one from Panama, and the other from South Texas, has resulted in the description of a new genus, Beardius, and three new species.

In the descriptions of adults, measurements and counts are given for the holotype with the range of those from the paratypes being given in parenthesis together with the number of individuals from which the counts or measurement was made. The terminology used here follows Saether (1980).

Beardius gen. nov.

Type-Species: *Beardius parcus* spec. nov., by present designation.

Etymology: This genus is dedicated to the late Melvin Beard, a student at Eastern New Mexico University, Portales, New Mexico, who collected the type material of Beardius truncatus n. sp.

*) Financial support was provided by the National Science Foundation, grant no. BST-8210410, and through a Faculty Research Grant at Eastern New Mexico University, Portales

Male. Head, Fig. 8. Eyes (where known) iridescent, with a long, broad dorsal extension, bare. Frontal tubercles lacking. Antenna fully plumose, with 13 flagellomeres. Temporal setae in a single row, extending to a point medial to the dorsal apex of the eyes. Palpal segments 3–5 with length greater than 3 × the width. Clypeus small, subquadrangular, moderately setose.

Antepronotum strongly tapered dorsally, ending at or below the apex of the mesoscutum, Fig. 10; with the two halves separated by a broad notch; lateral setae lacking. Acrostichal setae reduced (Nearctic) or lacking (Neotropical). Dorsocentrals in a single row. Scutellars and prealars reduced in number.

Wing (Fig. 14). Without macrotrichia but with coarse microtrichia visible at 125 ×. Wing veins with setae on R, R1 and R4+5 (Nearctic), or with only 1–2 setae at the extreme apex of R4+5 or entirely lacking (Neotropical). Squama bare.

Legs. Foretibial spur long, Fig. 1; with one long spine on one comb of P II and P III, the other comb on each leg unarmed, Figs. 4, 5. Pulvilli Fig. 2, distinct, slightly shorter than the claws which are sharp. Sparse sensilla chaetica usually present near the apex of Ta 1 of P II.

Abdomen with a sparse chaetotaxy, Fig. 29. Male genitalia, Figs. 13, 27, 28; Anal tergum apically rounded, truncate or weakly conical, with or without basilateral or subapical setae; anal point lacking; anal tergal bands present or absent; superior volsella broadly foot-shaped, inturned, with sparse setae; microtrichia present or absent; inferior volsella inturned, broad or basally somewhat widened, becoming slightly to strongly narrowed near the middle, then widening to a clavate to capitate apex; with sparse, apically fimbriate sensilla chaetica near the apex and few apical setae; microtrichia, except of basalmedian part in *P. parcus,* lacking; median volsella narrowly conical to truncate-conical, with apical microtrichiae fine to coarse, becoming weakly lamellate in some species; gonocoxite shorter than gonostylus, with 3–4 strong, curved setae; gonostylus apically blunt-pointed, almost evenly attenuated from near the base to just proximal to the apex.

Pupa. Small, less than 5 mm in lenght; exuviae pale.

Cephalothorax. Frontal tubercles present, small, apically pointed; frontal setae present, short, subapically inserted (Fig. 20). Frontal warts absent. Thoracic horn with 6 strong, smooth branches (Fig. 18). Basal ring of the thoracic horn elliptical, with 1 round tracheal branch (Fig. 17). Thorax mostly smooth, weakly granulated only along the median raphe. Prealar tubercle absent. With 2 pairs of widely separated dorsocentrals, 1–2 precorneals, 1 antepronotal, 1 prealar, and 1 prealar setal alveolus.

Abdomen (Fig. 15). Terga and sterna I, VII, and VIII without chagrin; terga II–VI with an anterior, transverse band of strong denticles which merge with the continuous fine chagrin. Posterior hook row of tergum II continuous, occupying about half the tergum width. Intersegmental conjunctiva glabrous except that of IV/V which has a continuous wide band of anteriorly directed strong denticles. Pedes spurii A present on sternum IV. Pedes spurii B on segment II very weakly developed. Anterolateral and anteromedian tubercles lacking on sternum I. Posterolateral corner of segment VIII with a wide, short spur which is beset basally with hair-fine denticles; contiguous anteriorly with the spur are small to middle-sized, isolated denticles (Fig. 19). Segment I without L-seta; II–IV each with 3 pairs of short L-setae; V with 3 and VI–VIII with 4 pairs of longer LS-setae. Each segment with 1 pair of Od and 1 pair of Ov setae. Swim plate on each side with few (< 20) uniserial setae. Dorsal setae absent. Male genital sacs extend past the swim plate by about 1/3 their length.

Larva. Small, ca. 4 mm long. Body pale, head pale brown in material fixed in alcohol. With 2 pairs of contiguous eye spots, the upper spot round, the lower reniform.

Head dorsum. Frontal apotome, clypeus and labral sclerite 2 present (Fig. 25).

Antenna (Fig. 22). With 7 segments; basal segment somewhat shorter than the flagellum; ring organ in the proximal fourth of the basal segment. Antennal seta lacking. Antennal blade slightly shorter than the flagellum or of equal length. Accessory blade short. Segment 3 with an apical peg sensillum. Large Lauterborn organs alternating on segments 2 and 3.

Labrum (Fig. 24). SI slender, fimbriate only on the medial side. Alveolus of SI occurring on a common base. SII slender, fimbriate only at the apex; each occurring on a low tubercle. SIII simple. SIV si-

milar to most Chironomini. Seta premandibularis simple. Labral lamella with uniform teeth. Pecten epipharyngis with 3 separated, apically toothed plates. Premandibles with 2 apical, rounded teeth.

Mandible (Fig. 23). With a short, pale, erect dorsal tooth which is contiguous at the base with a smaller, flatter tooth on the inner surface of the mandible. Apical tooth short and dark as are the 2 inner teeth. Seta subdentalis straight, long and wide, bluntly rounded apically, reaching the level of the apical inner mandibular tooth. Seta interna and pecten mandibularis similar to most other Chironomini.

Mentum (Fig. 21). With a simple, pale, low middle tooth and 5 pairs of darker lateral teeth. First lateral tooth higher than the middle tooth, with the remaining lateral teeth progressively diminishing in size; outer two teeth on each side basally fused. Ventromental plates about as long as the mentum width; medially separated by about the width of the middle mental tooth; medial apex bent backwards. Seta submenti long, not extending past the mentum, apically weakly fimbriate.

Body. Tubuli ventrales and lateralis absent. Four short tubuli anales present. Seta on the base of the procercus as long as the anal setae.

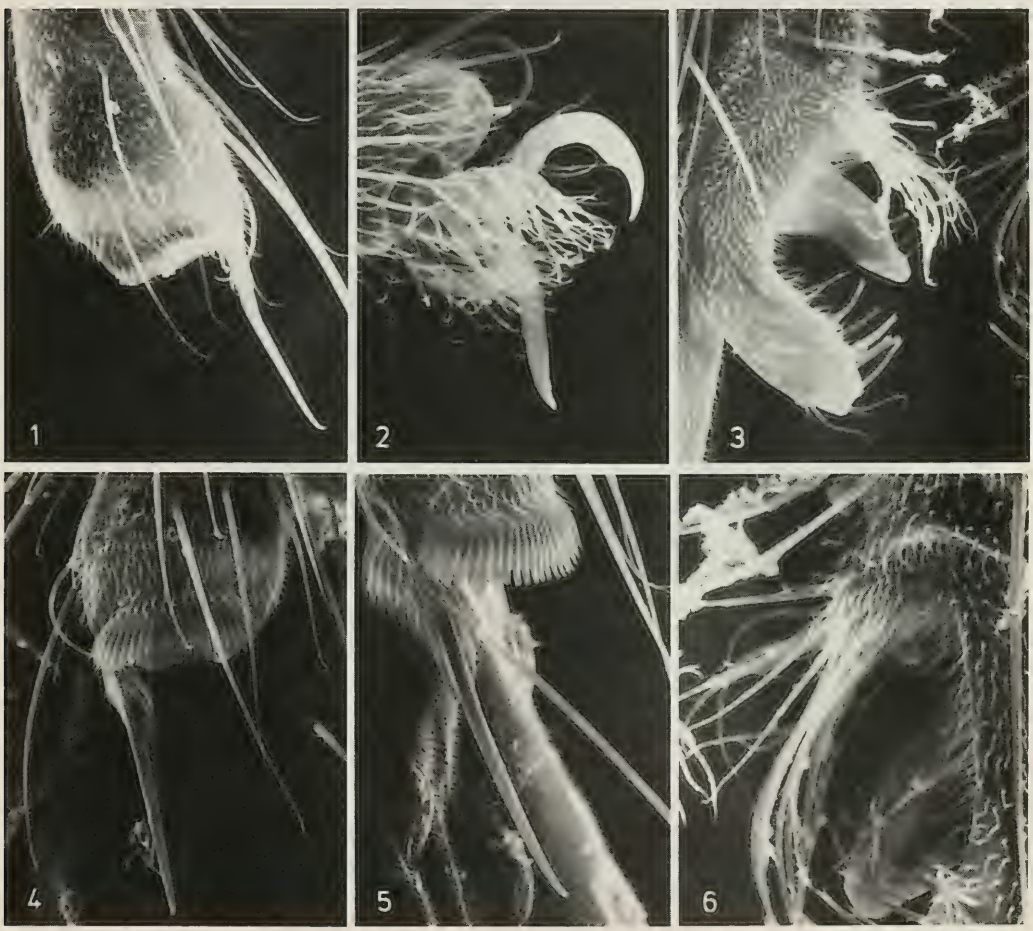


Fig. 1–6. *Beardius parcus,* male adult. Fig. 1. Foretibial spur. Fig. 2. Pulvilli and claws. Fig. 3. Genitalia; inferior, superior and median volsella, ventral view. Figs. 4 and 5. Mesotibial combs. Fig. 6. Genitalia; median volsella, ventral view.

Fig. 7–12. *Beardius parcus,* male adult. Fig. 7. Genitalia, dorsal view. Fig. 8. Head. Fig. 9. Genitalia; superior, inferior and median volsella, dorsal view. Fig. 10. Antepronotum. Fig. 11. Genitalia; superior volsella. Fig. 12. Genitalia; inferior volsella.

Differential diagnosis:

Male. The long, slender foretibial spur, the bare squama and the male genitalia without an anal point but with a median volsella are unique.

Pupa. Among the Chironomini genera with sparsely-branched thoracic horns and a transverse band of strong denticles on abdominal terga II–VI, only *Beardius* has terga VII and VIII completely devoid of chargrin. *Beardius* can be separated, in part, from similar *Polypedilum* pupae through having 4, instead of 3, pairs of LS-setae on abdominal segment VI, and by having hair-fine denticles on the base of each anal spur.

Larva. Among all known Chironomini larva, only *Beardius* has a 7-segmented antenna with alternating Lauterborn organs on segments 2 and 3. In addition, *Beardius* is distinctive in the presence of a

clypeus, only 2 inner mandibular teeth, a long, wide and simple seta subdentalis, and a simple, pale mental medial tooth.

Beardius parcus spec. nov.

Chironomini gen. A6 Reiss 1976, 1977

Etymology: Latin, meaning frugal, scanty, referring to the sparse setae of the ninth tergum of the male genitalia.

Male: Coloration. Head and thorax marked with pale brown; abdomen and legs pale. Head, Fig. 8. Antennal ratio 1.42 (1.27–1.49; n = 6). Palpal proportions, 39 (34); 94 (71–83); 94 (67–71); 156

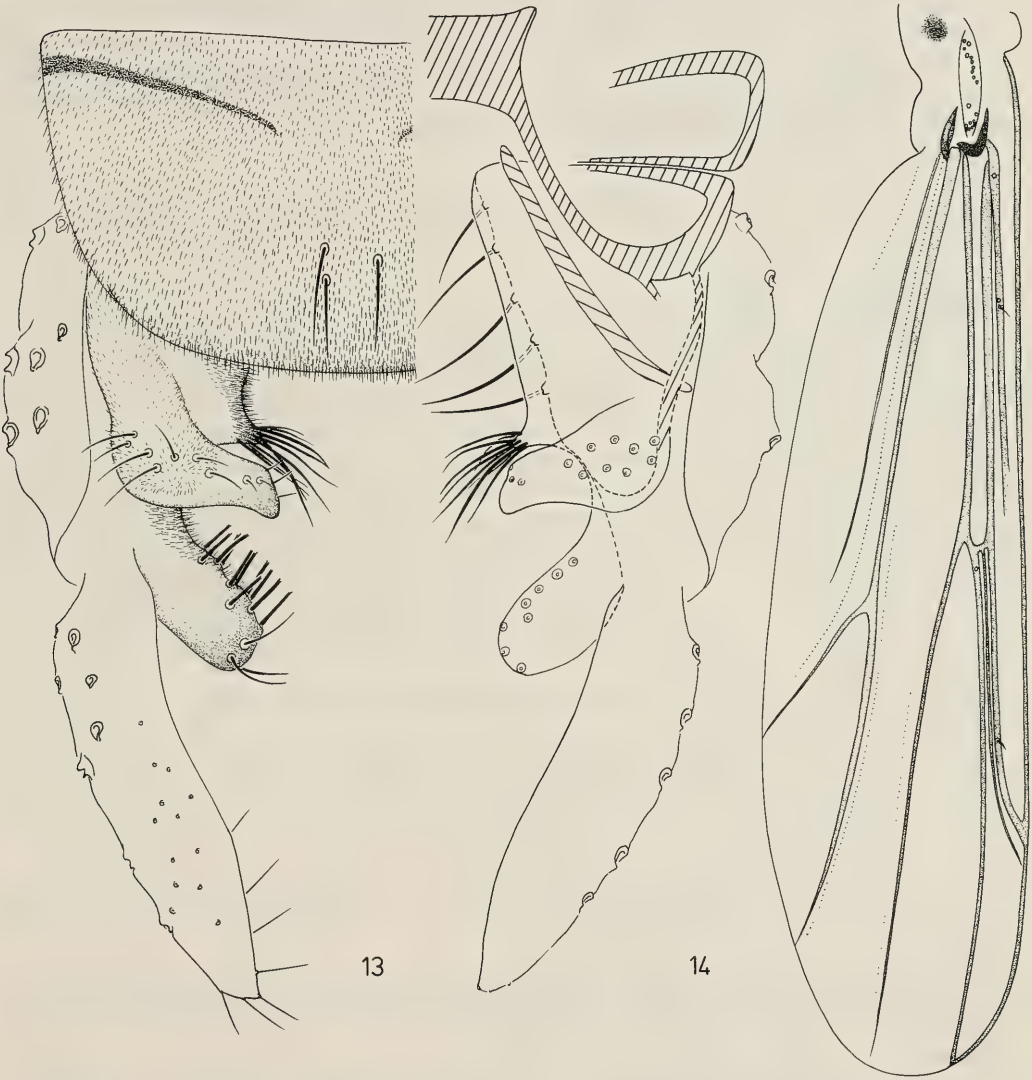


Fig. 13–14. *Beardius parcus,* male adult. Fig. 13. Genitalia, dorsal view. Fig. 14. Wing.

(117–138; n = 3). Eyes iridescent. Ocular ratio, 0.38 (0.32–0.38; n = 3). Clypeus subrectangular, wider than high, with 7 (6–8; n = 5) setae. Temporal setae 10 (6–10; n = 6), in a single, slightly staggered row, reaching 0.15 of the distance between the dorsal apex of the eye and the midline of the head.

Thorax. Antepronotum ends distinctly below the apex of the mesoscutum, Fig. 10. Dorsocentral setae 5 (5–7; n = 6). Acrostichal setae absent. Prealar setae 2 (0–2; n = 6); supraalar setae lacking. Scutellum with 5 (4–5; n = 6) setae.

Wing. Venation, Fig. 14. Membrane with microtrichia visible at 150×. Venarum ratio, 1.18 (1.14–1.23; n = 4). Wing length, 1.58 mm (1.38–1.51; n = 5). R and R1 without setae. R4+5 with 2 (1–2; n = 5) setae immediately proximal to the junction with the costa.

Legs. Tibial combs and spurs, Figs. 1, 4, and 5. Sensilla chaetica of Ta1 on PII 2 (0–2; n = 5). Leg ratios: PI, 1.80 (1.83–2.10; n = 4); PII, 0.72 (0.76–0.84; n = 4); PIII, 1.03 (1.10–1.13; n = 3); B.R. PI 2.78 (2.79; n = 1). Pulvilli about half as long as the claws, Fig.2.

Genitalia, Figs. 7, 13. Gc/Gs ratio = 0.96 (0.89–1.0; n = 5); anal tergum apically rounded, without basilateral but with 1–7 (2.64; n = 25) subapical setae; the foot-shaped superior volsella bears conspicuous microtrichia, Fig. 11; the inferior volsella is broad, sharply inturned and has a series of medial sensilla chaetica which are strong and apically dissected, Fig. 12; the median volsella is short and bears long blade-like structures, apparently derived from microtrichia, Figs. 3, 6.

Pupa. Small, 3.6 mm long. Exuviae pale.

Cephalothorax. Frontal tubercles small, short, and conical-pointed; frontal setae short and thin, subapically inserted (Fig. 20). Thoracic horn with 6 smooth branches (Fig. 18). One distinct prealar seta mostly present, as well as one prealar setal scar, which in all (?) Holarctic Chironomini genera appears to be absent (Fig. 16).

Abdomem (Fig. 15). Terga I, VII, and VIII without chagrin. Terga II–VI with an anterior transverse band of strong denticles which, on tergum II, is contiguous with a central field of fine chagrin. On the following terga the central chagrin field becomes reduced so that on tergum VI only a few denticles remain. Tergum V also with a lateral, longitudinal stripe of chagrin. Posterior hook row on tergum II continuous, occupying about 1/2 the width of the segment. Only intersegmental conjunctiva IV/V with a continuous wide band of orally directed denticles. Pedes spurii B on segment II very weakly development. Posterolateral corners of segment VIII mostly with only a single wide spur which is beset with basal hair-fine denticles, occasionally with a second smaller spur (Fig. 19). Additional denticles may occur anterior to the base of the spur. The 4 pairs of LS-setae on abdominal segment VIII may have, in addition, an adjacent pair of shorter L-setae. Swim plate with 12–19 uniserial setae on each side.

Larva. Small, ca. 4 mm long. Body pale, head pale brown in alcohol-fixed material. With 2 pairs of contiguous eye spots.

Head dorsum (Fig. 25). Frontal apotome separated from the clypeus by a weakly-curved suture. S3 of the clypeus located on the margin.

Antenna (Fig. 22). With 7 segments. Basal segment 0.87 as long as the flagellum. Segments 2–5 of about equal length; segment 6 somewhat longer; segment 7 almost half as long as segment 6.

Lauterborn organs large, about as long as the corresponding antennal segment. Antennal blade shorter than the flagellum, reaching to the end of segment 6.

Labrum (Fig. 24). SI set in a short socket, narrow, leaf-shaped, densely fimbriate only at the apex. Pecten epipharyngis composed of 3 separate small plates which are apically tridentate; the median tooth twice as wide and higher than the side teeth.

Mandible (Fig. 23). With a dark apical tooth and 2 dark inner teeth. Dorsal tooth pale, short and distinct; on the basal inner side merging with a wide, flat tooth. Seta interna composed of 4 thickly-branched arms. Pecten mandibularis with about 15 lamellae.

Mentum (Fig. 21). With a simple, pale middle tooth and 5 pairs of dark lateral teeth. Middle tooth shorter than the first laterals. Lateral teeth 4 and 5 basally fused. Anterior margin of the ventromental plates smooth; striations extending to the margin. Seta submenti weakly fimbriate in the apical half.

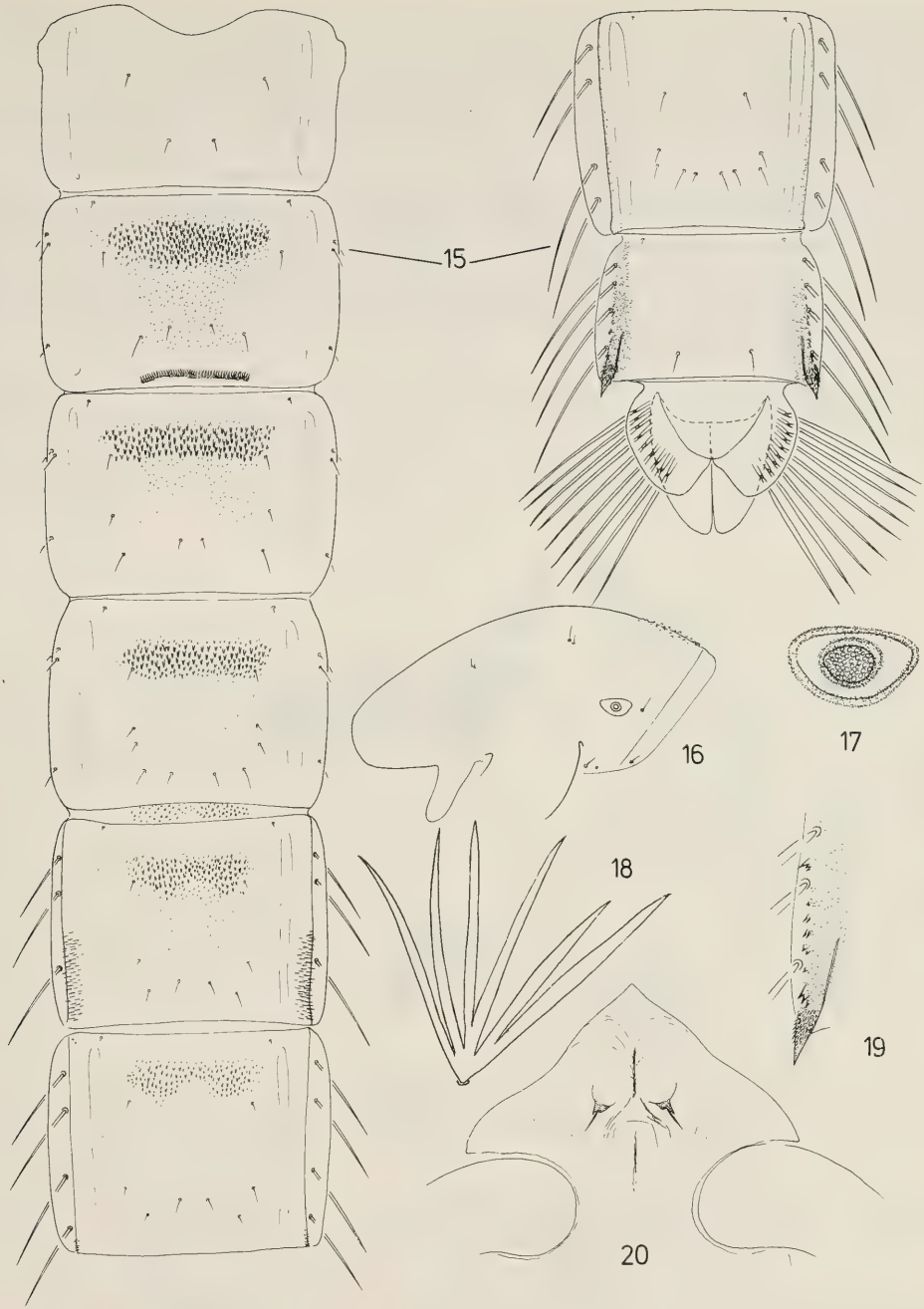


Fig. 15–20. *Beardius parcus,* male pupa. Fig. 15. Abdomen, dorsal view. Fig. 16. Thorax, lateral view. Fig. 17. Basal ring of thoracic horn. Fig. 18. Thoracic horn. Fig. 19. Spur of segment VIII. Fig. 20. Frontal plate.

Diagnosis (larva and pupa): Since only this species is known in the immature stages the generic diagnosis will suffice to separate the larva and pupa from other Chironomini.

The male resembles *B. truncatus* in having long microtrichia on the median volsella. It differs from that species and *B. breviculus* in having the antepronotum terminating below the apex of the mesoscutum rather than at the apex, and in having distinct microtrichia on the superior volsella.

Ecology and distribution: According to known records, the larvae of *Beardius parcus* live as Aufwuchs inhabitants, mostly on flooded macrophytes of standing and flowing waters of the tropical lowlands of South America. The species is one of the dominant chironomid species of the floating meadows which, in the Amazonian lowlands, are mostly composed of the flooded stalks of the grasses *Paspalum repens, Paspalum fasciatum,* and *Echinochloa polystachya* (Junk 1970). Other plant substrata also become colonized in essentially lower abundance; for example, decomposing leaves of *Victoria regia* or root tufts of *Eichhornia crassipes.*

Artificial substrata also become acceptable as cononizing sites, at times in high abundane. In experimental containers filled with wood fiber, which by extrapolation simulated the floating meadows in the Lago do Calado, Central Amazonia, *B. parcus* was the most abundant chironomid species (Junk 1970). The species was also found regularly, along with numerous other chironomid larvae, in the

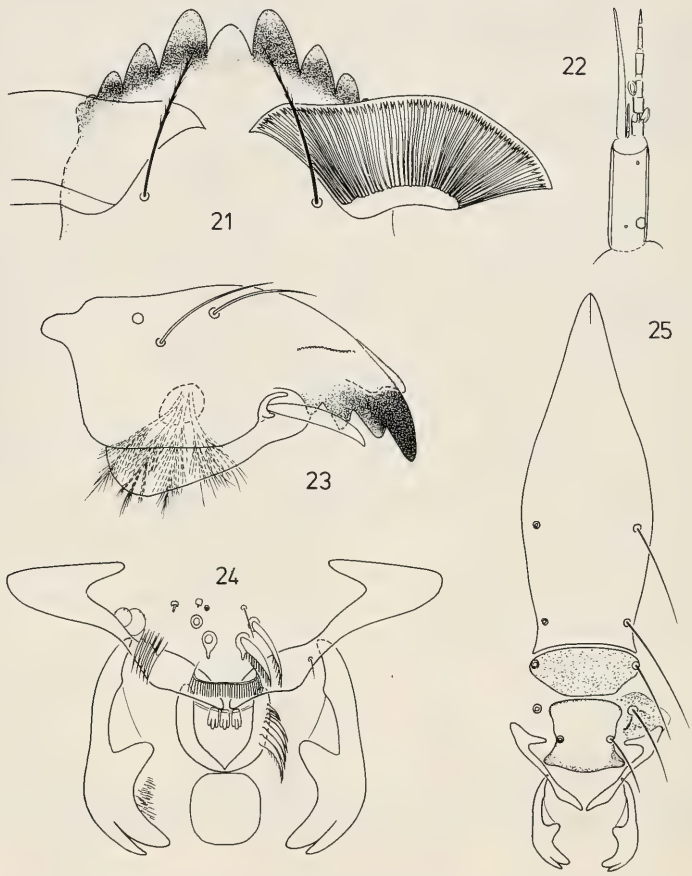


Fig. 21–25. *Beardius parcus,* larval head. Fig. 21. Mentum and ventromental plates. Fig. 22. Antenna. Fig. 23. Mandible. Fig. 24. Labro-epipharyngeal region. Fig. 25. Dorsal sclerites.

Fig. 26. *Beardius parcus,* distribution map.

Limnokinal of the Amazonian Varzea lakes (Reiss 1976, 1977, sub Chironomini gen. A6). The larvae live here in and on surface drifting organic particles; for example on fragments of stalks, branches or fragments of wood. They accomplish their total metamorphosis on these substrata almost completely independent of the strong yearly water level fluctuations. As has already been discussed in detail (Reiss 1976, 1977) the larvae of most Amazonia Aufwuchs species outlast the low water phase in the water sediment with strongly reduced populations – a situation analogous to the winter months in higher latitudes. Also the larvae of *B. parcus* have been demonstrated to occur in expected amounts in the sediments as, for example, in the Paraná da Terra Nova in the Ilha do Careiro in the Amazon in the vicinity of Manaus. The larvae live in fine sediments in ca. 2.5–5 m depth. Also on the drier areas of Northeast Brazil larvae occur in sediments of a poorly defined water body ("Strudelloch at Itaparica"). According to unpublished accounts by F. Lenz in the years 1935/36, 41 of 112 larvae from sediments in these water bodies belong to *B. parcus.*

An exclusive relationship between this species with white, black or clear water does not exist since occurrences in all three water types exist. Unquestionable, however, is the principal occurences of larvae with the appearance of larger stands of floating water plants in Amazonia white water rivers and their association with these floating assemblages. In the plant-poor black waters a substratum for Aufwuchs species is usually lacking.

Beardius parcus is widely distributed in the tropical lowlands of South America (Fig. 26). Most of the localities lie in the Amazonian region and the Coastal region Northwest of Belém, Pará. Only a few localities indicate the occurence in the Orinoco Basin and in the State of Paraiba, NE Brazil.

Type Material. Holotype: 1 male imago, Llanos baixos on the lower Rio Portuguesa at Camaguan, NW San Fernando, Venezuela, 17-II-1973; drift net at the outflow of a ground water pump, leg. F. Reiss: euparal slide preparation in the Zoologische Staatssammlung, München.

Paratypes: 1 male, Florianopolis, upper Rio Solimões, Amazonia, Brazil, 31-VIII-1961, light catch; 1 male, Ilha Jucara, upper Rio Solimões, 3-IX-1961; 1 male, Lago Catuá, upper Rio Solimões, 11-IX-1961; 2 males, Punta Periquitos, middle Rio Solimões, 15-IX-1961, leg. E. J. Fittkau. 1 male, 1 larva, surface drift, Lago Cabaliana, lower Rio Solimões, 14-III-1972 and 27-V-1971, leg. F. Reiss; 1 male, 2 pupae with larval exuviae, Lago do Calado, lower Rio Solimões, 2-IX-1968, ex floating meadows, leg. W. Junk; 1 male, Pa. do Xiborena at Manaus, ex rotting leaves

of *Victoria regia,* 24-III-1961, leg. E. J. Fittkau; 1 larva from surface drift, Lago dos Passarinhos, Ilha do Careiro at Manaus, 31-V-1971, leg. F. Reiss; 2 males, Pa. da Terra Nova, Ilha do Careiro at Manaus, 15-III-1961, light catch, leg. E. J. Fittkau; 1 pupa (male), 2 pupae (females) with larval exuviae, experimental pond in the Reserva Duke at Manaus, VII-VIII-1981, leg. U. Nolte; 1 male, Ig. Cachoeira, Rio Cuieiras, lower Rio Negro, 15-IV-1961, leg. E. J. Fittkau; 2 males, lower Rio Negro at Ponta Negra, Manaus, 23-VI-1961, leg. E. J. Fittkau; 1 male, Amazon shore at Parintins, 9-IX-1959, light catch, leg. W. Sattler and H. Sioli; 1 male, Santarém, shore of Rio Tapajós, light catch, 27-XI-1941, leg. H. Sioli; 1 male, Rio Tapajós at the mouth of Rio Juruena, 13-I-1961, leg. E. J. Fittkau; 2 males, 1 male with exuvia, Rio Cururú in the outflow area of Rio Ziganea, collected from *Utricularia,* 24-I-1961, leg. E. J. Fittkau; 5 males at Quatipurú, Zona Bragantina, State of Pará, collected from water plants, 5-IV and 9-IV-1963, leg. E. J. Fittkau; 2 larvae, Itaparica, State of Paraiba, NE Brazil, 25-I-1935, leg. F. Lenz. Euparal slide preparations of paratypes have been deposited on the Zoologische Staatssammlung, München; collection of J. E. Sublette; British Museum (Natural History), London; Canadian National Collection, Ottawa; the U.S. National Museum; and the Zoological Museum, University of Bergen.

Beardius truncatus spec. nov.

Etymology: Latin, meaning abbreviate or cut-off, referring to the apex of the 9th tergum.

Fig. 27. *Beardius truncatus,* male genitalia, dorsal view.

Male: Coloration. All specimens were slide mounted on euparal prior to examination but some color pattern is evident: the thoracic vittae, postnotum and ventral apex of the preepisternum are pale brown; the abdomen is pale except for terga VI–VIII each of which has a narrow basal brown fascia; and the legs are pale except for the tarsi which are dark on the apex of Ta1 of PI, all of Ta2–5 of PI, apex of Ta3 on PII and PIII and all of Ta4+5 of PII and PIII.

Head. Antennal ratio, 1.27; n = 1 (paratype male). Palpal proportions, 36:107:117:204 μm (paratype male). Ocular ratio, 0.28 (0.24–0.26; n = 6). Clypeus with 12 (9–14; n = 10) setae. Temporal setae 11 (8–12; n = 10), reaching 0.43 of the distance between the dorsal apex of the eye and the midline of the head.

Thorax. Antepronotum extends dorsally to the apex of the mesoscutum. Dorsocentral setae 8 (7–10; n = 9). Acrostichal setae 1 (2–6; n = 9). Prealar setae 2 (n = 10). Scutellum with 5 (4–6; n = 9) setae.

Wing. Venation similar to *B. parcus* (Fig. 14). Venarum ratio, 1.29 (1.27–1.30; n = 6). Wing length, 1.44 mm (1.44–1.61; N = 8). R with 11 (10–15; n = 7) setae; R1 with 3 (1–5; n = 7) setae; R4+5 with 7 (2–11; n = 7) setae.

Legs. Tibial combs similar to those of *B. parcus* (Figs. 1, 4, 5). Sensilla chaetica of Ta1 on PII, 5 (2–5; n = 10). Pulvilli present; almost as long as the claws. Leg ratios: PI, 1.51 (1.49–1.62; n = 5); PII, 0.59 (0.57–0.63; n = 12); PIII, 0.76 (0.77–0.79; n = 2); B. R., PI, 2.5 (1.39–2.10; n = 2).

Genitalia, Fig. 27. Gc/Gs ratio 0.62 (0.50–0.66; n = 7). Anal tergum weakly conical, with few basilateral setae; subapical setae absent. Superior volsella without microtrichia. Inferior volsella slender, inturned, widened at the apex. Median volsella narrowly conical, with coarse apical microtrichia.

Larva, pupa, and female adult unknown.

Diagnosis: This species differs from the other two members of the genus in having acrostichal setae, numerous R setae, sparse R1 setae, a lower PII leg ratio and a lower Gc/Gs ratio.

Holotype male: Amistad Lake, Devil's River, Val Verde Co., Texas, U.S.A., April 4, 1972, at light, M. Beard (in the collection of the Zoologische Staatssammlung, München).

Paratypes: 39 males collected with the holotype (in the collections of the U.S. National Museum, Canadian National Collections, Illinois Natural History Survey, California, Academy of Sciences, University of Bergen, Zoologische Staatssammlung, München, and that of the junior author).

Beardius breviculus spec. nov.

Etymology: Latin, the diminutive of brevis, meaning short; referring to the very short microtrichia on the median volsella of the male genitalia.

Male. Coloration. Greatly faded in the macerated, slide-mounted specimen, but with narrow fasciae visible on the bases of terga VI–VIII, as in *B. truncatus*.

Head. Antennal ratio, 1.32. Palpi missing. Ocular ratio not determinable on the distorted holotype, but apparently near that of *B. truncatus*. Clypeus with 6 setae. Temporal setae 8.

Thorax. Antepronotum similar to *B. truncatus*. Dorsocentral setae 6. Acrostichal setae lacking. Prealar setae 3.

Wing. Somewhat distorted, but apparently very similar to the other two species described herein. Membrane with microtrichia visible at 150×. Venarum ratio 1.27. Wing length, 1.24 mm. R with 3 setae. R1 and R4+5 without setae.

Legs. Tibial combs similar to Figs. 1, 4, 5. Fore and hind tarsi missing. Sensilla chaetica of Ta1 on PII, 4. Pulvilli present. Leg ratio: PII, 0.75.

Abdomen. Terga sparsely setose (Fig. 29). Genitalia, Fig. 28. Anal tergum weakly conical, with few basilateral setae; subapical setae absent. Superior volsella without microtrichia. Inferior volsella slender, inturned, and widened at apex; shorter than in *B. truncatus*. Median volsella truncate-conical, with very fine microtrichia.

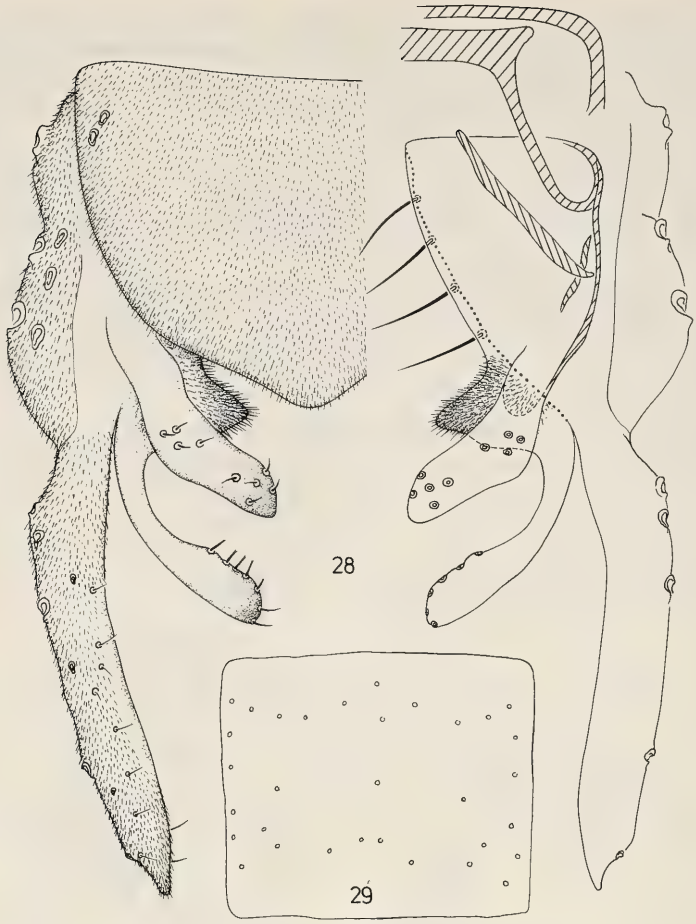


Fig. 28–29. *Beardius breviculus,* male adult. Fig. 28. Genitalia, dorsal view. Fig. 29. Abdominal tergum III.

Diagnosis (Male). This species resembles *B. parcus* in lacking acrostichal setae; it agrees with *B. truncatus* in lacking ninth tergal setae and in having a less reduced antepronotum. It differs from both in having very short microtrichia on the median volsella.

Type material. Holotype male: Naranjal, Panama, October 1, 1956, F. S. Blanton (in the U.S. National Museum collection).

Paratypes: 2 males, Camp Pina, Canal Zone (Panama), 29-IV-1954 (in the collection of Cornell University and ZSBS).

Key to male adults

1. Antepronotum apex overhung by the anterior apex of the mesoscutum; superior volsella with microtrichia; stem of inferior volsella thick (Fig. 13) . . . . . *B. parcus*

– Antepronotum apex near the anterior apex of the mesoscutum; superior volsella without microtrichia; stem of inferior volsella slender (Figs. 27, 28) 2

2. Microtrichia of median volsella coarse (Fig. 27); vein R with several setae; median volsella conically produced (Fig. 27); R 1 and R 4 + 5 with sparse setae . . . . . *B. truncatus*

– Microtrichia of median volsella fine (Fig. 28); vein R with sparse setae, other wing veins lacking setae; median volsella truncate-conical (Fig. 28) . . . . . *B. breviculus*

Discussion

The Nearctic and Neotropical Regions contain a rich and varied chironomid fauna. In the north temperate to polar regions it has become apparent, in recent years, that a significant Holarctic element exists. A less apparent element in the Nearctic fauna is a Neotropical component which occurs largely in the southern tier of states in the United States through the Antilles or through Mexico into South America. Most of the genera common to both zoogeographic regions occur in lowlands and are essen-

Fig. 30. *Goeldichironomus holoprasinus,* distribution map.

Table 1: Synopsis of chironomid genera with primary Pan-American distribution.
Numbers represent described species, in parenthesis additional species that have been recognized as new but are as yet undescribed.
* *Asheum curticaudatum* (Rempel, 1939) nov. comb.

	Nearctic	Neotropical
Tanypodinae		
Ablabesmyia annulata group	1	(2)
Coelotanypus Kieffer	5	6 (5)
Djalmabatista Fittkau	1 (1)	6 (7)
Labrundinia Fittkau	6	(7)
Larsia Fittkau	6	1 (6)
Pentaneura Philippi	2	2
Tanypus Meigen	11	1
Orthocladiinae		
Antillocladius Saether	2	2
Compterosmittia Saether	1	1
Lipurometriocnemus Saether	2	1
Lopescladius Oliveira	2	2 (5)
Chironominae		
Asheum Sublette & Sublette	1	1* (2)
Axarus Roback	4	(2)
Caladomyia Säwedal	(2)	8 (10)
Goeldichironomus Fittkau	5	7 (8)
Hyporhygma Reiss	1	(1)
Nilothauma Kieffer	3 (1)	(1)
Nimbocera Reiss	1	1
Paralauterborniella Lenz	3 (1)	(2)
Pseudochironomus Malloch	11	1 (2)
Xestochironomus Wirth & Sublette	2	10
Zavreliella Kieffer	1	11
Chironomini Genus A Roback	1	4

tially warm adapted, either limnetic or rheophilic species. As Brundin (1966) has demonstrated, the cold stenothermic rheophils have not been able, for the most part, to cross the tropic-temperate lowlands. Known exceptions are the genera *Eukiefferiella* und *Pseudosmittia.*

South America contains a large number of undescribed genera and species (Fittkau 1971, 1978; Fittkau and Reiss 1979). These have been reviewed and incorporated in Table 1. Cosmopolitan genera have been excluded. Described species are indicated by number; the additional number of undescribed new species is indicated by a number in parentheses.

Known distributions are suggestive of three probable routes of invasion from the Neotropic to the Nearctic Region: (1) via Central America and the West Indies: (2) via the Caribbean lowlands of Central America and Mexico: (3) and via the Pacific Coast of Mexico. Examples of each are: (1) a recent report (Wirth, 1979) of *Goeldichironomus amazonicus* (Fittkau), with distribution in Brazil, Peru, Nicaragua, Panama, Mexico, West Indies, and Florida; and possibly *Cladopelma boydi* (Beck), Columbia, South Mexico, Florida (Lichtenberg, 1979). (2) *Goeldichironomus carus* (Townes) with distribution in Columbia, Venezuela, Costa Rica, Panama, Florida and Texas (Contreras-Lichtenberg, 1982). (3) *Caladomyia* Säwedal with species distributed in Brazil (Säwedal 1981) and southern Cali-

fornia (SUBLETTE and SUBLETTE, ms). Other species may have employed all three routes of dispersal; for example, *Goeldichironomus holoprasinus* (Goeldi) with distribution in Brazil, Venezuela, Panama, Costa Rica, West Indies, U.S., on the Gulf Coast from Texas to Florida, up the Atlantic Coast to Maryland, up the Mississippi Valley to the Ohio Valley, and southern California to southeastern New Mexico, Fig. 30. It has also been collected in Hawaii (Jon Martin, Department of Genetics, University of Melbourne, pers. comm.), apparently as a recent aircraft introduction.

Literature

BRUNDIN, L. 1966: Transantarctic relationships and their significance, evidenced by chironomid midges. With a monograph of the subfamilies Podonominae and Aphroteniinae and the austral Heptagyiae. – K. Svenska Vetensk. Akad. Handl. **11:** 1–472

CONTRERAS-LICHTENBERG, R. 1982: Ein Beitrag zur Kenntnis von *Goeldichironomus* (Chironomus) *carus* (Townes) 1945 (Diptera, Chironomidae). – Spixiana **5:** 175–180

FITTKAU, E. J. 1971: Distribution and ecology of Amazonian chironomids (Diptera). – Can. Ent.: 407–413

FITTKAU, E. J. und REISS, F. 1979: Die zoogeographische Sonderstellung der neotropischen Chironomiden (Diptera). – Spixiana **2:** 273–279

JUNK, W. 1970: Investigations on the ecology and production biology of the "floating meadows" (Paspalo-Echinocloetum) on the Middle Amazon. Part I: The floating vegetation and its ecology. – Amazoniana **2:** 449–495

LICHTENBERG, R. 1979: Chironomiden aus Kolumbien. I. Beitrag zur Verbreitung von *Cryptochironomus boydi* (Beck, 1962) (Diptera, Nematocera). – Ann. Naturhist. Mus. Wien **82:** 541–548

REISS, F. 1976: Die Benthoszoozönosen zentralamazonischer Várzeaseen und ihre Anpassungen an die jahresperiodischen Wasserstandsschwankungen. – Biogeographica **7:** 125–135

— — 1977: The benthic zoocoenoses of central Amazon Várzea lakes and their adaptations to the annual water level fluctuations. – Geo-Eco-Trop **1:** 65–75

— — 1982: Chironomidae, pp. 433–438. – In: HURLBERT, S. H. and VILLABOAS-FIGUEROA, A. (eds.): Aquatic biota of Mexico, Central America and the West Indies. – San Diego, Ca., 529 p.

SAETHER, O. A. 1980: Glossary of chironomid morphology terminology (Diptera: Chironomidae). – Ent. scand. Suppl. **14:** 1–51

SÄWEDAL, L. 1981: Amazonian Tanytarsini II. Description of *Caladomyia* n. gen. and eight new species (Diptera: Chironomidae). – Ent. scand. **12:** 123–143

WIRTH, W. W. 1979: *Siolimyia amazonica* Fittkau, an aquatic midge new to Florida with nuisance potential. – Fla. Ent. **62:** 134–135

SPIXIANA	Supplement 11	195–207	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

Hayesomyia a new genus of Tanypodinae from the Holarctic

(Diptera, Chironomidae)

By **D. A. Murray** and **E. J. Fittkau**

University College Dublin and Zoologische Staatssammlung Munich

MURRAY, D. A. & E. J. FITTKAU (1985): *Hayesomyia* a new genus of Tanypodinae from the Holarctic (Diptera, Chironomidae). – Spixiana, Suppl. 11: 195–207.

A new genus of Tanypodinae, *Hayesomyia,* is erected for the species *Tanypus tripunctatus* Goetghebuer (GOETGHEBUER 1922) and *Tanypus senatus* Walley (WALLEY 1925) which occur in the Palaearctic and Nearctic regions respectively. Generic descriptions of the adult male and pupa are given together with a redescription of the adult male and a description of the pupa of *Hayesomyia tripunctata* (Goetgh.) n. comb. The imago has a scutal lamella, lacks a tarsal brush on tarsomere 3 of the middle leg and the male has a bifid superior volsella. The pupal thoracic horn has an aeropyle and 10–12 ostia, LS setae are absent on abdominal segments I–VI, the lateral borders of all segments are tuberculate and the abdominal shagreen has distinctive multibranched spinules forming characteristic patterns. The larva of *H. senata* has an A. R. of approximately 4.0 and the distal margin of the basal antennal segment is smooth. The larva of *H. tripunctata* is unknown. The genus *Hayesomyia* gen. nov. belongs to the *Thienemannimyia* group of genera within the tribe Pentaneurini.

Dr. Declan A. Murray, Department of Zoology, University College Dublin, Stillorgan Road, Dublin 4, Ireland.

Prof. Dr. Ernst Josef Fittkau, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstr. 21, D-8000 München 60, Bundesrepublik Deutschland.

Introduction

In the revision of the Tanypodinae given by FITTKAU (1962) the species *Tanypus tripunctatus* Goetgh., described by GOETGHEBUER (1922), was provisionally placed in the genus *Thienemannimyia* Fittkau. During the course of studies on Chironomidae from Irish rivers Mr. Brian Hayes obtained pupal exuviae, pupae and half emerged adults of a Tanypodine species which was not readily identifiable. The material was passed to one of us (D. M.) and was determined as „*Tanypus*" *tripunctatus* Goetgh. a species rarely recorded in the literature. Features of the adult male and the previously unknown pupa suggest that this species does not belong to any of the currently recognised genera and thus the genus, *Hayesomyia* gen. nov. is now erected for the species *Hayesomyia tripunctata* (Goetgh.), n. comb., which is known to occur in Ireland, England, Belgium and Austria. ROBACK (1981) published descriptions of the pupa of the Nearctic species *Thienemannimyia senata* (Walley) which show features similar to the Palaearctic *H. tripunctata.* Examination of slide mounted material of the pupa of *T. senata,* generously provided by Dr. B. Caldwell, Department of Natural Resources, Atlanta, U.S.A. and Dr. L. Ferrington, Kansas Biological Survey, U.S.A. has confirmed the similarity and the species *T. senata* is here reassigned to the new genus *Hayesomyia.*

A generic diagnosis, a description of the pupa and a redescription of the adult male of *H. tripunctata* (Goetgh.) is given in this paper. Some additional comments on the morphology of the larva and pupa of *H. senata* (Walley) are also given. The terminology follows SAETHER (1980) with some reference to FITTKAU (1962) for features of the pupa. In addition the abbreviation "mbs" is used for the multibranched setae on the pupal abdominal segments.

Hayesomyia gen. nov.

Type species: *Tanypus tripunctatus* Goetghebuer 1922, by present designation.

Systematic position: *Hayesomyia* belongs to the *Thienemannimyia* group of the tribe Pentaneurini within the subfamily Tanypodinae.

Generic diagnosis

Adult male; Scutal lamella present, tarsal beard absent on ta_3 of P2, tibial spurs with main tooth and 5–8 side teeth, anal point triangular, gonocoxite with 20–30 dorsomedian setae, volsella bifid and setose.

Pupa; thoracic horn with corona and a distinct aeropyle. Well developed mesonotal spur and postnotal tubercle present. LS setae on segments VII–VIII only, multibranched setae forming distinct patterns on tergites.

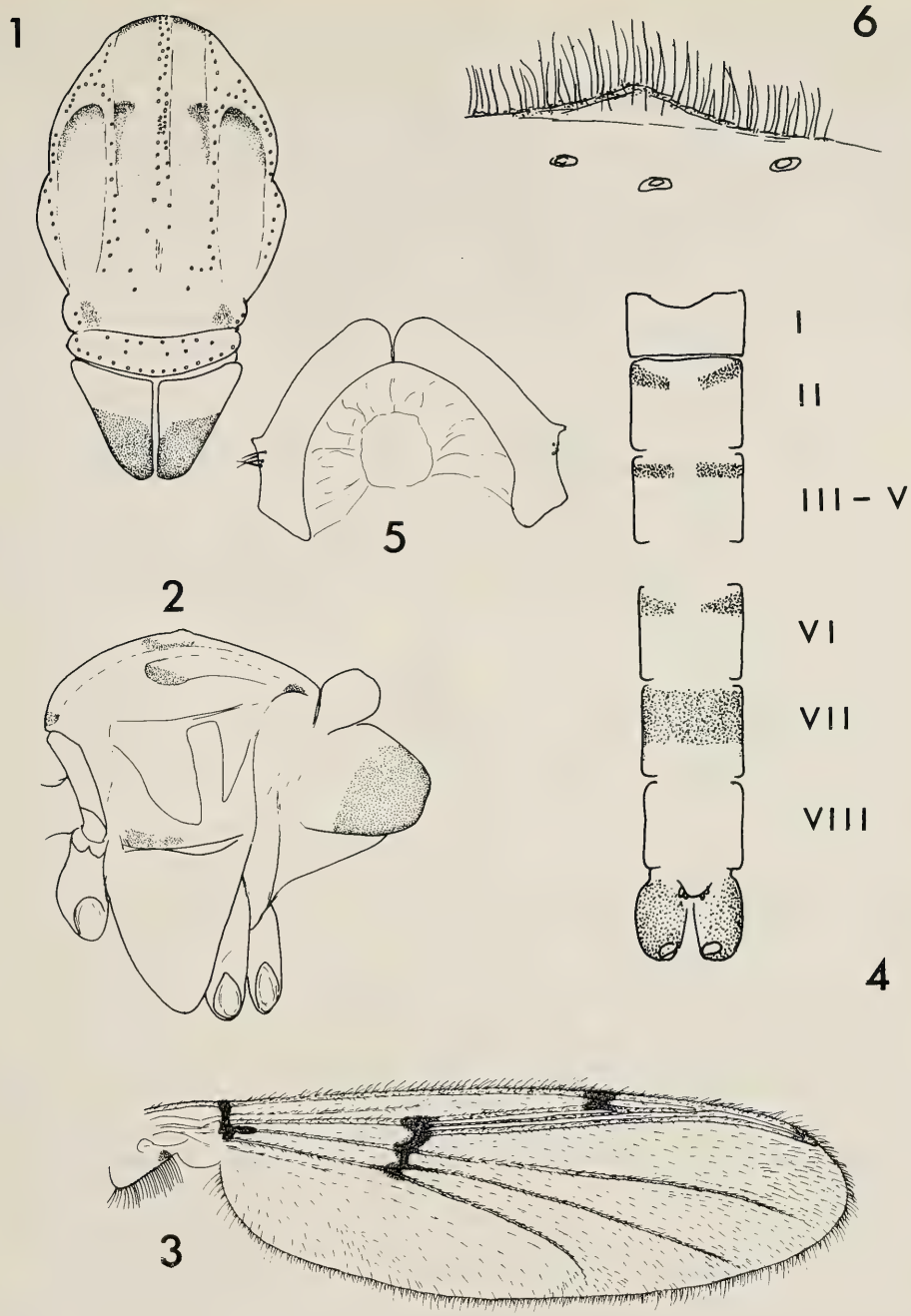
Larva; (Based on *H. senata* only since the larva of the second species is so far unknown). Maxillary palp with b seta 2 segmented. Ring organ of palp in distal $^1/_3$ of basal segment. Distal margin of basal antennal segment smooth. Pseudoradula uniformly broad, pecten hypopharyngis with 20–22 teeth. Posterior margin of head dark brown.

Etymology: Named after Mr. Brian Hayes who collected the material which instigated this study.

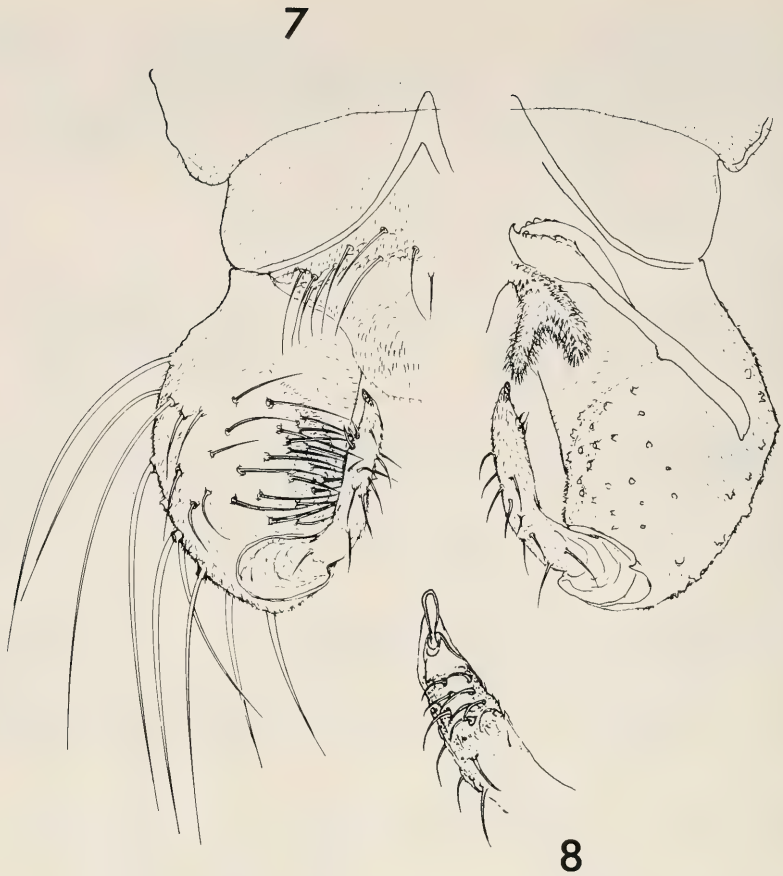
Generic description

Adult male: Medium sized species, wing length 2.5–3.0 mm. Overall colour whitish, with brown bands on the anterior of some tergites. Discrete brown pigment spots present or absent on the vittae and anteanepisternum II. Eyes projecting dorsally, A. R. 1.6–2.3. Thorax with scutal lamella, acrostichals for the most part uniserial. Dorsocentrals in one or two rows, humeral setae 12–14, scutellars 25 including a posterior uniserial row of about 14 setae. Wings with macrotrichia on membrane and veins, crossveins pigmented or not. Costa slightly produced beyond R_{4+5}, R_{2+3} well developed, R_3 ending midway between R_1 and R_{4+5}. Tibial spurs with main tooth and 5–8 side teeth, tarsal brush absent on tarsomere 3 of middle leg, comb on hind leg with 7 setae, claws slightly bent. Male hypopygium with broad conical anal point, tergite IX with an irregular concave row of 14–20 setae. Gonocoxite with 20–30 dorsomedian setae. Superior volsella (gonocoxite lobe) bifid and setose, inner branch of volsella slightly longer and narrower than outer branch. Gonostylus angular, phallapodeme forked.

Pupa: Medium size, approximately 5.0 mm long, colour pale. Thoracic horn slightly expanded apically and more than twice as long as broad at apex. External surface with weak sculpturing raised into spines. Plastron plate lacking, distinct aeropyle present surrounded by a spine free area (= "clear area", ROBACK 1980; "hof", FITTKAU 1962) on the horn surface. 10–12 ostia evident on the apical margin. Thorax rugose with well developed mesonotal spur. Mth setae (sensu FITTKAU, 1962) equidistant. Abdominal tergites and sternites with distinct patterns formed by differential arrangement of multibranched spinules, spines and tubercles. Lateral edge of abdominal segments tuberculate, posterior corners of segments indented. Scar on tergite I. Sharply delineated apophyse present on tergites and sternites II–VII. Anterior median margin of tergites II–VII or II–VIII with a distinct pigmented area. LS setae absent on I–VI; 4 LS on VII; 5 LS on VIII with LS1–3 lateral and LS4–5 ventral in origin. Gonopodial



Figs 1–6. *Hayesomyia tripunctata* (Goetgh.), – 1 Thorax, dorsal. – 2 Thorax lateral. – 3 Wing. – 4 Abdomen, pigmentation pattern of tergites. – 5 Antepronotum. – 6 Scutal lamella.



Figs 7–8. *Hayesomyia tripunctata* (Goetgh.), – 7 Hypopygium. – 8 Detail of apex of gonostylus.

sheath of male reaches $^{2}/_{3}$ anal fin length ending level with the more distal of the two anal macrosetae. Distal end of anal fin curved ventrally and pointed.

Larva: Medium sized larvae, up to 10 mm long. Head brownish, posterior margin dark brown; body yellowish white. Head capsule longish-oval; cephalic index 0,05–0,70. Antenna almost $^{1}/_{2}$ as long as head and almost 2× as long as mandible. Antennal ratio 4.0. Basal segment 8× as long as basal width, with ring organ at base of apical $^{1}/_{3}$; distal margin of basal segment not produced into point on outer side; segment 2 10× as long as wide; last segment about $^{3}/_{5}$ length of segment 3. Style clubbed apically, reaching to middle of last segment. Lauterborn organs very small. Blade scarcely longer than flagellum, 6,5× as long as hight of basal ring; basal ring 2× as high as wide. Accessory blade extending to level of last segment. Mandible uniformly curved, distal $^{1}/_{2}$ strongly narrowed, almost 2,5× as long as basal width; proximal $^{1}/_{2}$ strongly broadened. Apical tooth 2× as long as basal width, almost $^{1}/_{4}$ length of mandible; distal $^{1}/_{2}$ blackish brown. Basal tooth inconspicuous, low and apically directed, with long seta subdentalis arising from dorsal side. A bluntly rounded, easily visible accessory tooth present on ventral inner margin of apical tooth, immediately distal to basal tooth, extending somewhat over seta subdentalis. Ventrolateral setae situated close together on outer margin of basal $^{1}/_{2}$ of mandible; sensillum minusculum situated proximal thereto, on ventral side; ventrolateral seta 1 small, peg like, difficult to see, seta 2 simple, 3 divided; setae 1 and 2 situated close together, gap between setae 2 and 3 smaller

than that between seta 3 and the sensillum minusculum. Basal segment of maxillary palp almost 3.5× as long as wide, with ring organ in the middle of the apical $^1/_3$; b seta 2 segmented, basal segment 3× as long as distal segment. Dorsomentum without teeth, a selerotized complex on each side of base of M appendage; ending apically on each side in 2 overlying, blunt-ending points. Pseudoradula an uniformly broad band; granulation consisting of about 10 parallel rows. Ligula with 5 teeth, almost 2.5× as long as basal width, apical $^1/_3$ blackish brown. Row of teeth deeply concave. Middle tooth about 1.5× as long as wide. Point of inner tooth strongly inclined towards outer tooth. Paraligula bifid, $^1/_2$ as long as ligula, inner point $^1/_3$ as long as outer. Pecten hypopharyngis with about 20 teeth of more or less equal length, only teeth of inner $^1/_4$ becoming larger. Body without fringe of swim-setae. Anal tubules slender, spindle shaped, about 5× as long as wide. Subbasal seta of posterior parapod simple. Procercus almost 3,5× as long as wide with 7 anal setae. Claws, 10, of posterior parapod simple, some larger claws with small points on inner and/or outer margin; two of the smaller claws darker in colour than remainder.

Hayesomyia tripunctata (Goetgh.) n. comb.

Tanypus tripunctatus Goetghebuer, 1922: 59, Fig. 17
Ablabesmyia tripunctata Goetghebuer, 1936: 25, 37
Thienemannimyia (?) tripunctata (Goetgh.) in Fittkau, 1962: 194
Rheopelopia sp.? Pe., Langton, 1984: 43

Adult male (Figs 1–8)

Length 3.5 mm, wing length 2.5 mm.

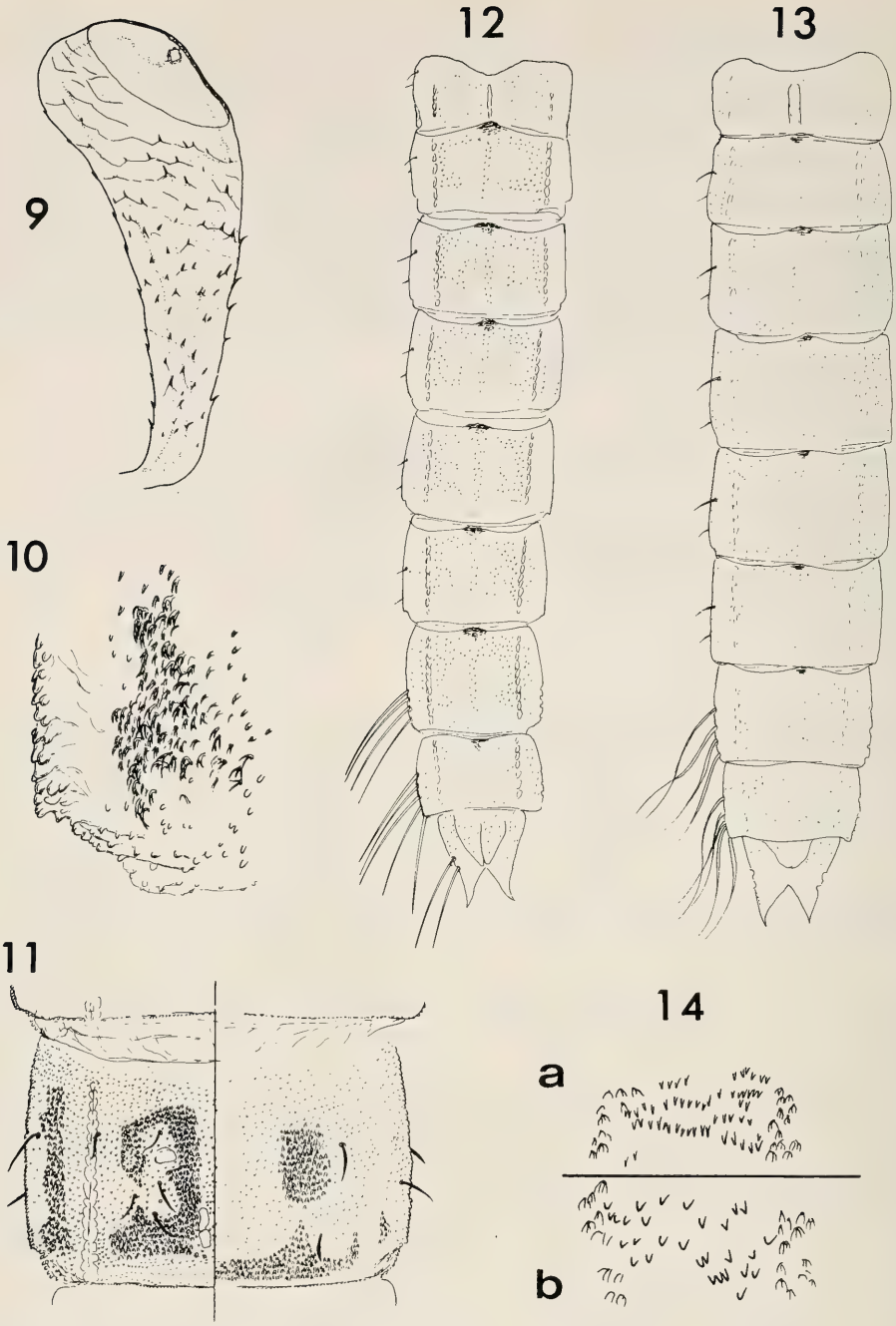
Colour: Head pale, antennal pedicel pale yellow/brown; setae on middle of penultimate flagellomere distinctly brownish; palps pale. Ground colour of thorax yellow, brown pigmentation confined to the basal anterior margin of anteanepisternum II, the anterior border and a wedge shaped area on the median vitta at the level of the beginning of the lateral vitta, the anterolateral margin of the lateral vitta, the postalar callus and the posterior two thirds of the postnotum (Figs 1,2). Legs pale with a narrow brown ring at the apex of all femora and bases of the tibiae. Wings with three distinct pigmented areas, one around the humeral crossvein, one around the crossveins RM and MCu and one at the junction of R_1 with the costa (Fig. 3). A slightly darkened area around the junction of R_{4+5} and the costa. Abdominal tergite 1 all pale (Fig. 4), tergite 2 with a brown basal mark on both sides, tergites 3–5 with a narrow basal band occupying $^1/_4$ the tergite length and separated in the middle, tergite 6 with a similar band but the distance between the bands is greater, tergite 7 brown on the basal $^2/_3$, tergite 8 all pale, gonocoxite distinctly brown, gonostylus pale.

Head: A. R. about 1.6, terminal flagellomere five times as long as broad, penultimate flagellomere 3.5 times longer than terminal flagellomere. Eyes projected dorsally, 15 temporal setae comprising 6 postorbitals, 5 outer verticals and 4 inner verticals. The post orbitals and outer verticals form a continuous row. Pedicel with 5 ventral and 1 lateral setae.

Thorax: Antepronotum with prominent lateral sense organs ("pronotal hocker" sensu Fittkau 1962) and with 4 antepronotal setae (Fig. 5). Dorsocentrals 18–20, acrostichals 22, prescutellars 2, supraalars 2, prealars 2, humerals 13–14, scutellars 25. Scutal lamella present, 33 μ long and 11 μ high (Fig. 6).

Wing: Costa slightly produced beyond R_{4+5} and ending just before M_{1+2} (Fig. 3). R_{2+3} well developed, R_3 ending on the costa midway between R_1 and R_{4+5}. Wing membrane with setae slightly more dense in the apex of cell r_{4+5}, around termination of M_{3+4} and Cu_1 and in the mid basal area of cell an. Anal lobe rounded. Squamal setae 23–26.

Legs: Tibial spurs with main tooth and 7–8 side teeth, comb on P3 with 7 setae, claws weakly bent, pulvilli not apparent. Measurements and ratios (n = 1):



Figs 9–14; 9–12. *Hayesomyia tripunctata* (Goetgh.), pupa. – 9 Thoracic horn. – 10 Postero lateral corner of T IV. – 11 Setation and shagreen on T IV, dorsal/ventral. – 12 Abdomen. – 13 *H. senata* (Walley) Abdomen. – 14 Detail of shagreen on mid axis of T IV in a) *H. senata* and b) *H. tripunctata*.

	Fe	Ti	Ta_1	Ta_2	Ta_3	Ta_4	Ta_5	LR	BV	SV
P_1	1000	1257	990	514	362	238	124	0.78	1.82	3.27
P_2	1066	1061	671	295	228	171	95	0.63	2.69	1.17
P_3	1000	1399	1095	523	390	305	124	0.78	1.79	1.22

Hypopygium: (Fig. 7) Anal point broad and conical. Tergite IX with an irregular slightly concave row of 14–16 setae. Gonocoxite more or less cylindrical, slightly swollen apically with about 20 dorsomedian setae. Gonostylus slightly bent and gradually tapering but abruptly narrowing before the apex and with 6–8 distinct ventrally situated setae (Fig. 8). Superior volsella bifid, inner branch slightly narrower and longer than the outer branch. Phallapodeme forked, anterior median surface rugose.

Pupa (Figs 9–12, 14b; Plate 1a–d, 2b)

Length 5.0–5.5 mm, colouration pale yellowish.

Cephalothorax: Median antepronotal seta 1; precorneal seta 1; Mth setae (sensu Fittkau 1962) equidistant; thoracic horn 230 µ long, aeropyle 6.0 µ wide, corona 70 µ long (Fig. 9, Plate 1a). Thorax rugose with well developed mesonotal spur. Postnotal tubercle present.

Abdomen: (Figs 10–12) Tergite I with scar, anterior margin of tergites II–VIII with distinct median pigmented area. Dorsolateral muscle marks (MD3) very obvious. Lateral borders of all segments tuberculate (Fig. 10, Plate 1b). Abdominal shagreen (Figs 11, 12) forming a distinct pattern resulting from the differential distribution of multibranched spinules (mbs) on a background of large and small spines. Median axis of tergites I–VIII with simple spines only (Plate 1c, 1d). Tergite I on each side with a median rectangular mbs field, pleuron I with a lateral longitudinal mbs band. On tergites II–VII the median fields are more or less rectangular but the outer and central areas are mbs free and here the background spines predominate. Laterally, outside the muscle scars, a continuous longitudinal mbs band is present on pleura II–V. On pleuron VI the lateral mbs band is restricted to an anterior and posterior patch while on pleuron VII the lateral mbs band is confined to the posterior corners only. Two median rectangular mbs fields on segment VIII, lateral bands absent. Tergite IX with spinose shagreen only. Sternites I–VIII with median rectangular mbs fields and a posterior continuous transverse mbs band which laterally project forwards (Fig. 12). 2 L setae on segments I–VI, 4 LS on segment VII, 5 LS on segment VIII, distribution of D and V setae as in Fig. 11.

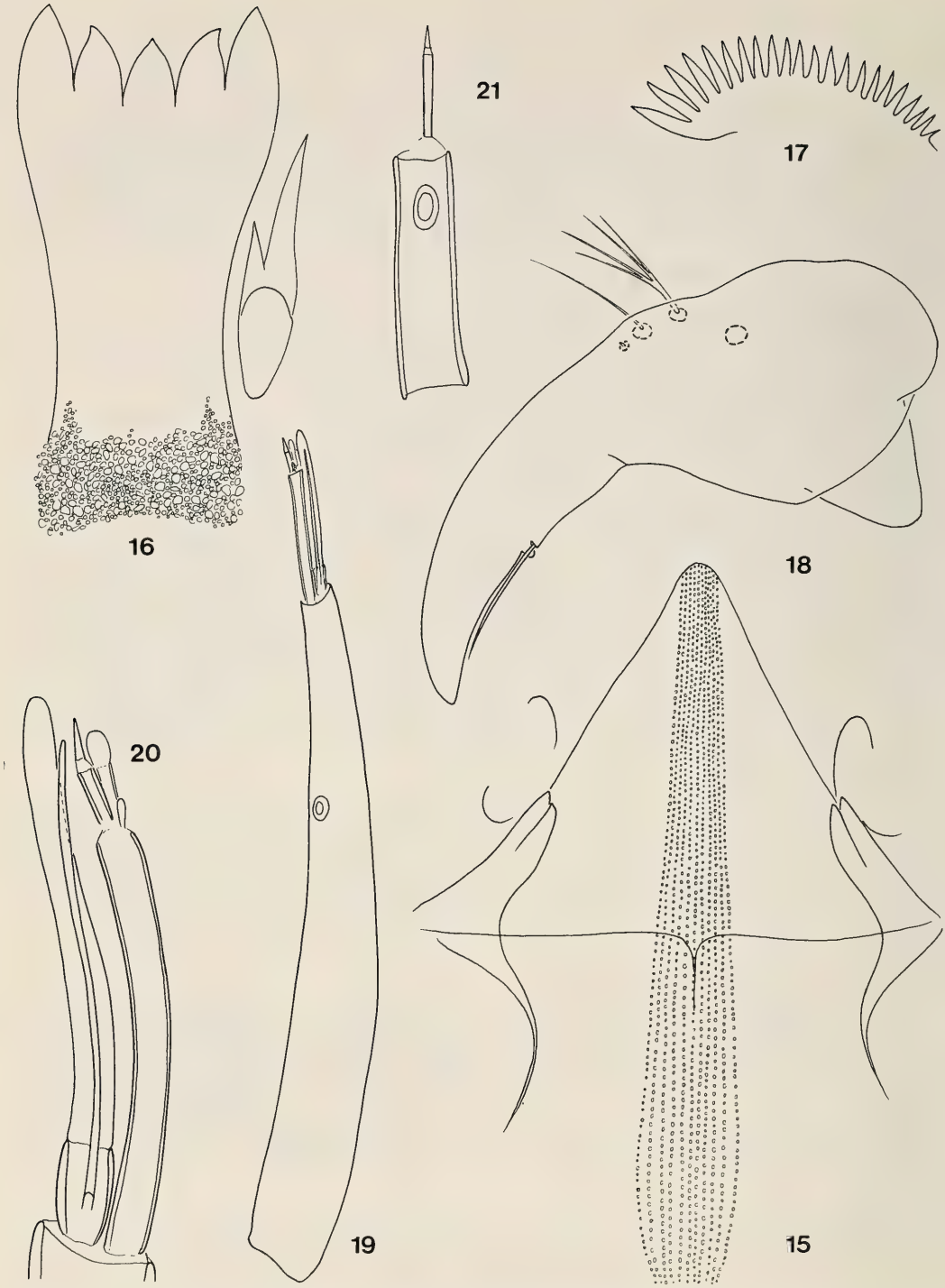
Material: Holotype missing. Neotype here designated, male imago, leg. D. Murray, 19/7/84, R. Slaney (IGR S 983450), Wexford, Ireland. Slide mounted in euparal in coll. Zool. Staatssammlung, Munich. Additional material: 1 pupa, numerous pupal exuviae leg. B. Hayes, R. Slaney (IGR S 977345); 3 pupae, leg. G. Morgan, R. Bandon 22/7/81. 27 ♂♂, 8 ♀♀, leg. W. Schacht, Siirt, 500 m. a. s. Botan-Cayi Valley, 23/6/1985 in coll. Zool. Staatssammlung, Munich. Voucher slide mounted pupal exuviae deposited in the Natural History Museum, Dublin; British Museum (Natural History) London and Zoologische Staatssammlung Munich.

Distribution

The adult male of this species was described by Goetghebuer (1922) on material collected in Belgium ("Pris a Falaen" 12 June 1921). It was also recorded from Austria (Goetghebuer 1936) but these appear to be the only records of this species and it is thus, until now, only known from zones 4 and 8 in Limnofauna Europaea (Fittkau and Reiss, 1978). Langton (1984) records a pupal exuvium from the River Avon which very likely belongs to *H. tripunctata.* The records from Ireland are from two locations, the River Slaney, Co. Wexford, and the River Bandon, Co. Cork. The species has recently been found in Turkey, leg. W. Schacht.

Ecology

H. tripunctata occurs in rivers with a moderate flow but the larval habitat is as yet unknown. Other Tanypodinae which occur in the River Slaney in association with *H. tripunctata* are: *Thienemannimyia laeta* (Meig.), *T. pseudocarnea* Murray, *Conchapelopia viator* (Kieff.) and *Rheopelopia maculipennis* (Zett.).



Figs 15–21. *H. senata* (Walley), larva. – 15 Mentum and M appendage. – 16 Ligula and paraligula. – 17 Pecten hypopharyngis. – 18 Mandible. – 19 Antenna. – 20 Apex of antenna. – 21 Maxillary palp, basal segment with b seta.

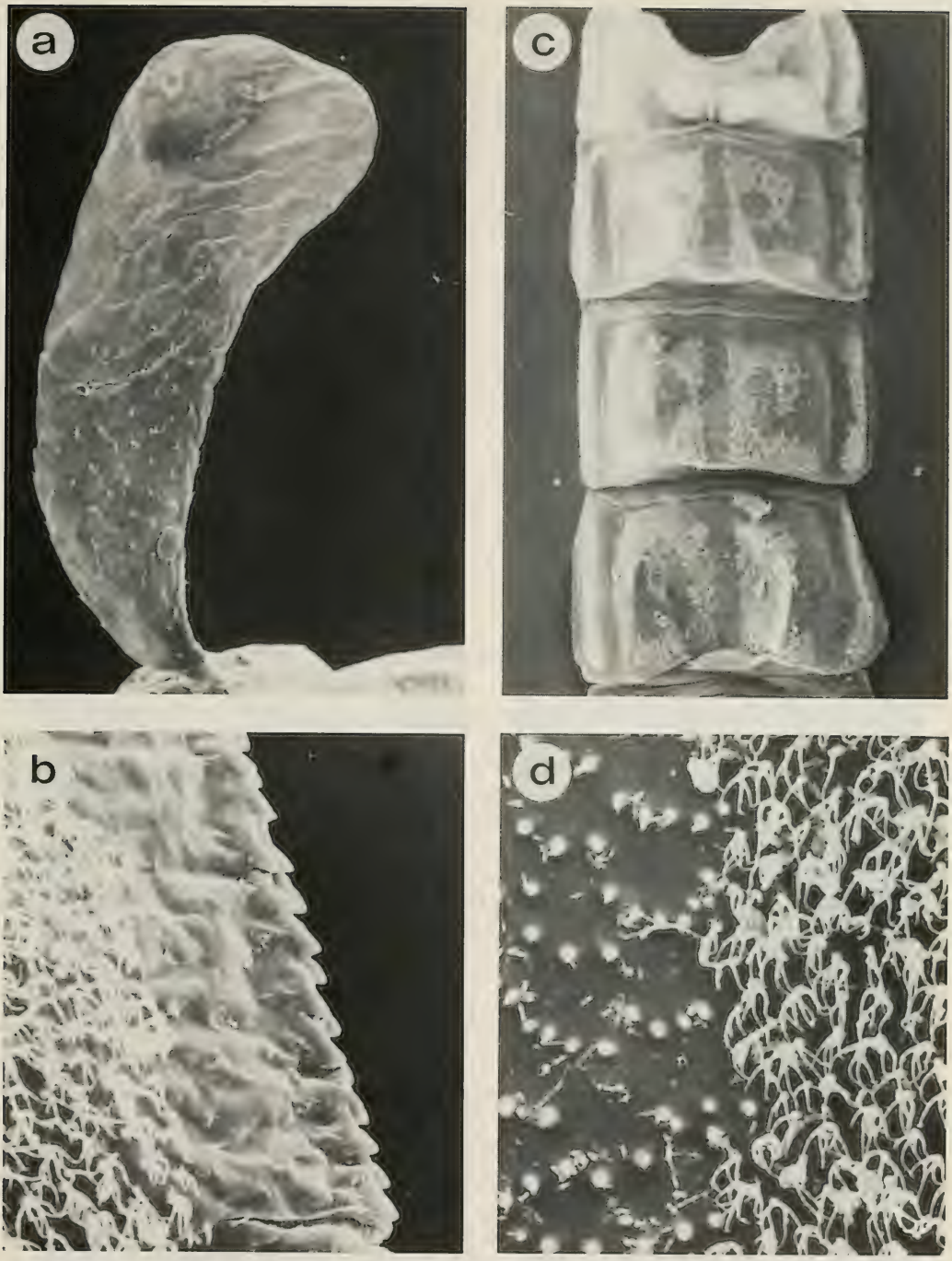


Plate 1 a–d. *H. tripunctata* (Goetgh.), pupa. – a Thoracic horn. – b Lateral border of segment IV. – c Abdominal tergites I–IV. – d Detail of part of tergite IV showing multibranched setae and spines on the mid dorsal region slightly right of center.

H. senata (Walley) n. comb.

The adult male of this nearctic species was described by Walley (1925). According to Roback (1971), who assigned this species to *Thienemannimyia,* and later described the larva and pupa (Roback 1981), *H. senata* has a wide distribution in the United States and lower Canada. The adult of *H. senata* has clear wings and thus is distinctly different compared with *H. tripunctata.* A description of the adult male of *H. senata* is given by Roback (1971).

Pupa (Figs. 13, 14a)

Roback (1981) gives a description of the pupa to which may be added: apophyse marked on tergites and sternites II–VIII. Anterior median margin of tergites II–VI with a distinct pigmented area. Shagreen on tergites as in Fig. 13. Lateral borders of all segments tuberculate. Median axis of tergites I–VIII with simple spines only. Tergites I–VII on each side with a median rectangular field and a lateral pleural longitudinal band of multibranched spinules (mbs). On tergites II–VII the central area of the rectangular mbs field is devoid of mbs and here spines occur. Tergite VIII with complete rectangular mbs fields only, lateral pleural mbs bands absent.

Larva. See Roback (1981), generic description and Figs 15–21.

Material examined: 1 Pe, Chattooga River, Chattooga Co., Georgia, U.S.A., 14/6/75; 1 pupa Chattooga River, 25/9/74, both leg. B. Caldwell. 1 Pe, Walnut Creek, Atchinson Co., Kansas, U.S.A., 22/7/81, leg. L. Ferrington. 1 larva, Potomac River, 24/8/76, leg. Wolf and Cohen. 1 larva Potomac River, 23/8/72, leg. Richardson.

Remarks

The two species now recognised in the genus *Hayesomyia* are readily recognisable in both adult and pupal stages. The larva of *H. tripunctata* is not yet known. Adults of the sole Nearctic representative lack brown pigmentation on the thorax and the wings are unmarked. The sole Palaearctic representative of the new genus has a distinct brown pigmentation pattern on an otherwise pale yellow thorax and wing markings readily recognisable and distinctly different from the Palaearctic *Thienemannimyia* and *Rheopelopia* species. Pupae of the new genus may be separated on the basis of the distribution of the multibranched setae on the abdominal tergites. Additionally the number and size of the spines on the median axis between the multibranched setae is different in both species. In *H. tripunctata* the spines are more robust and less numerous than in *H. senata* (Fig. 14).

Systematic position of Hayesomyia

In the key to the Pentaneurini given by Fittkau (1962) the new genus *Hayesomyia* keys to the *Thienemannimyia* series in all life stages. Fittkau (1962) first recognised the *Thienemannimyia* Reihe as a coherent group of four genera, *Arctopelopia, Conchapelopia, Rheopelopia* and *Thienemannimyia,* within the tribe Pentaneurini. Roback (1971) regarded the genera *Thienemannimyia* and *Rheopelopia* as subgenera of *Thienemannimyia* Fittkau, recognised subgenera within *Arctopelopia* and *Conchapelopia* and included the genus *Xenopelopia* and a new genus *Telopelopia* in his concept of the *Thienemannimyia* group. Murray (1976) also included *Telopelopia* in the *Thienemannimyia* group sensu Fittkau but did not consider *Xenopelopia* a member of this series. The *Thienemannimyia* group of genera was briefly treated by Saether (1977) who, on the basis of studies on the female genitalia, suggested that the group should be composed of the genera *Thienemannimyia, Xenopelopia, Telopelopia* and *Guttipelopia.* Later, Roback reverted to the general concept of the *Thienemannimyia* group sensu Fittkau but still retained subgenera in *Conchapelopia* and included the genus *Telopelopia* with suppor-

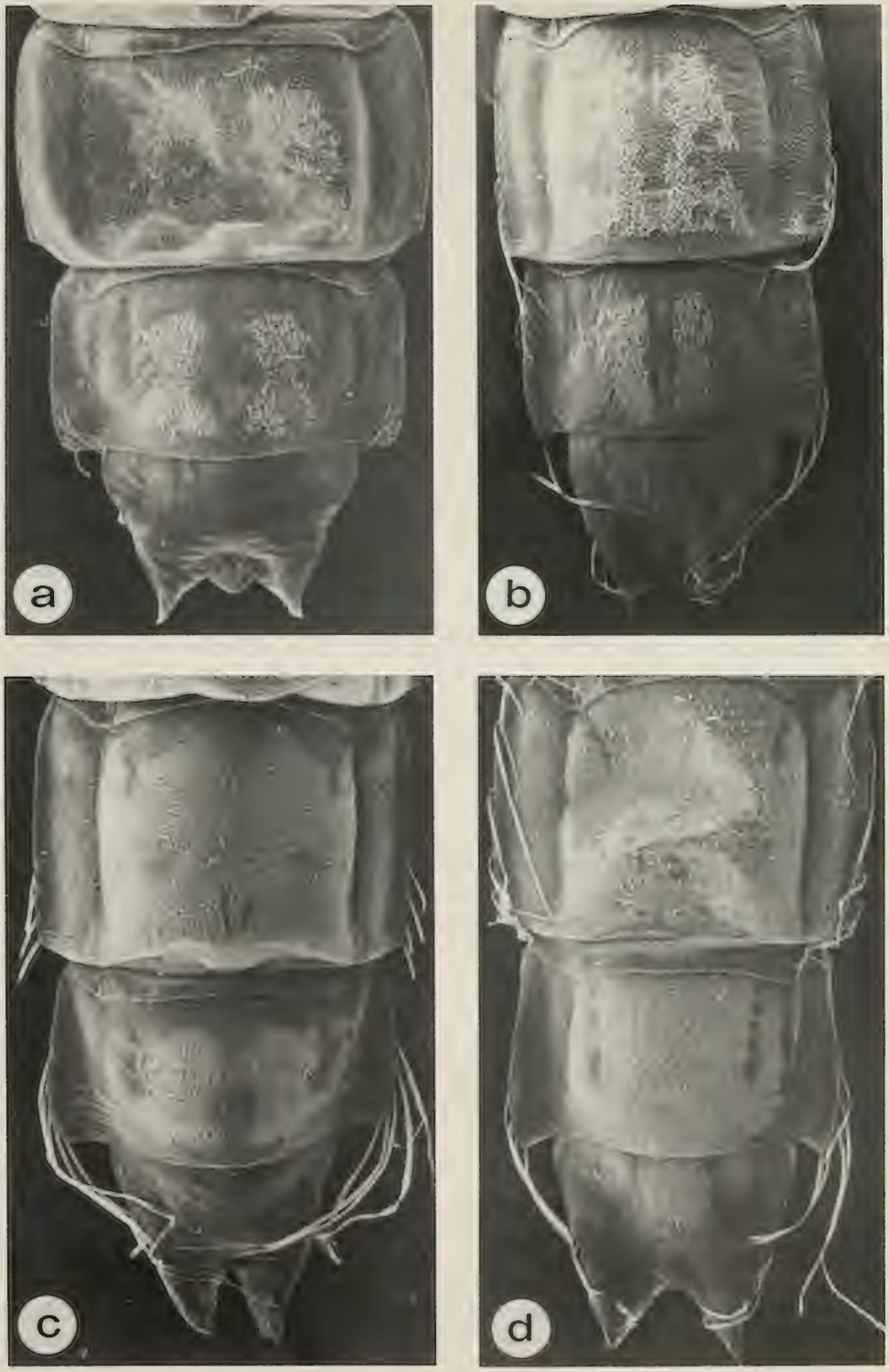


Plate 2 a–d. Posterior abdominal tergites of pupae. – a *Rheopelopia maculipennis* (Zett.). – b *Hayesomyia tripunctata* (Goetgh.). – c *Conchapelopia viator* (Kieff.). – d *Thienemanniomyia pseudocarnea* Murray.

tive evidence from the pupa described in an addendum to the same paper (ROBACK, 1981). In the recent works on larval Chironomidae FITTKAU and ROBACK (1983) do not make any definitive statements on the composition of the *Thienemannimyia* group. However some of the subgenera previously recognised by ROBACK (1971, 1981) have been elevated to generic rank and based on comments given by these authors, with the inclusion of the new genus described here, the *Thienemannimyia* group may now be considered to be composed of the genera: *Arctopelopia, Conchapelopia, Helopelopia, Hayesomyia, Meropelopia, Rheopelopia, Thienemannimyia,* and *Telopelopia.*

Adults of the new genus exhibit characteristics suggesting a relationship with the genera *Thienemannimyia* and *Rheopelopia.* However, the adults of *Hayesomyia* may be distinguished from *Thienemannimyia* by the presence of a small scutal lamella, while the absence of a tarsal brush on tarsomere 3 of the middle legs further distinguishes *Hayesomyia* from *Rheopelopia.* The pupa of *Hayesomyia* is readily separable from all known *Thienemannimyia* and *Rheopelopia* species. Absence of LS setae on abdominal segments I–VI distinguishes *Hayesomyia* from all known *Thienemannimyia* while the presence of normal LS setae on segments VII–VIII and the structure and shape of the thoracic horn separates *Hayesomyia* from *Rheopelopia.* Multibranched spinules of the pupal abdominal shagreen are present in all genera of the *Thienemannimyia* group. The distribution pattern of these setae in *Hayesomyia* most closely resembles *Rheopelopia* (Plate 2). In the recent work on larval Chironomidae of the Holarctic region (FITTKAU and ROBACK 1983) *Hayesomyia* keys to the genus *Thienemannimyia.* Larvae of *Hayesomyia* differ from *Thienemannimyia* in the shape of the distal margin of the basal antennal segment which in *Thienemannimyia* is produced to a point on the outer side (FITTKAU and ROBACK l. c. Fig. 5.34). The larva of *H. senata* has a smooth distal margin on the basal antennal segment and an A. R. of 4.14–4.48 (ROBACK 1981). The larva of *H. tripunctata* is unknown.

The following key replaces couplet 35 in FITTKAU and ROBACK (l. c.) to include *Hayesomyia*

35. Antenna not quite 2 × as long as mandible. Antennal ratio 6. Distal margin of basal segment produced into point on outer side. Segment 2 at least 5 × as long as wide. Basal ring of blade as long as wide . . . . . *Thienemannimyia*

– Antenna at least 2 × as long as mandible. Antennal ratio less than 6. Distal margin of basal segment not produced into point on outer side. Segment 2 at least 8 × as long as wide. Basal ring of blade at least 2 × as long as wide . . . . . 35 a

35 a Antennal ratio about 5. Segment 2 of antenna 8 × as long as wide. Ratio of basal segment of antenna to mandible <1,8. Distance between ventrolateral setae 2 and 3 of mandible greater than that between seta 3 and sensillum minusculum. Posterior margin of head light brown . . . . . *Meropelopia*

– Antennal ratio less than 4.5. Segment 2 of antenna 10 × as long as wide. Ratio of basal segment of antenna to mandible >1.8. Distance between ventrolateral setae 2 and 3 of mandible ½ as great as that between seta 3 and sensillum minusculum. Posterior margin of head dark brown . . . . . *Hayesomyia*

Acknowledgements

We are indebted to Mr. R. French, Senior Technician, Dept. of Zoology, University College Dublin, for preparing the electron micrographs.

References

FITTKAU, E. J. 1962. Die Tanypodinae (Diptera, Chironomidae). Die Tribus Anatopyniini, Macropelopiini und Pentaneurini. Abh. Larvalsyst. Insekten 6: 453 pp. Akademie Verlag. Berlin

FITTKAU, E. J. and S. S. ROBACK, 1983. The larvae of Tanypodinae (Diptera: Chironomidae) of the Holarctic region-Keys and diagnoses. In T. WIEDERHOLM (Ed.), Chironomidae of the Holarctic region, Keys and diagnoses. Part 1. Larvae. Ent. scand. Suppl. 19: 34–110

GOETGHEBUER, M. 1922. Nouveaux matériaux pour l'étude de la faune des Chironomides de Belgique. Ann. biol. lac. 11: 38–61

— — 1936. Tendipedidae (Chironomidae). Subfamilie Pelopiinae (Tanypodinae). A. Die Imagines. In LINDNER (ed.), Die Fliegen der Palaearktischen Region 13 b: 1–50

LANGTON, P. H. 1984. A key to the pupal exuviae of British Chironomidae. P. H. Langton, Cambridgeshire, England

MURRAY, D. A. 1976. Four new species of *Conchapelopia* Fittkau from Nepal, with a discussion of the phylogeny of the *nepalicola*-group. (Diptera: Chironomidae). Ent. scand. 7: 293–301

ROBACK, S. S. 1971. The subfamily Tanypodinae in North America. Monogr. Acad. Nat. Sci. Phil. 17: 1–410

— — 1981. The Immature Chironomids of the Eastern United States V. Pentaneurini – Thienemannimyia Group. Proc. Acad. Nat. Sci. Phil. 133: 73–128

SAETHER, O. A. 1977. Female genitalia in Chironomidae and other Nematocera: morphology, phylogeny, keys. Bull. Fish. Res. Board Can. 197: 210 pp.

— — 1980. Glossary of Chironomid Morphology Terminology. Ent. Scand. Suppl. 14: 1–51

WALLEY, G. S. 1925. New Canadian Chironomidae of the Genus Tanypus. Can. Ent. 57: 271–278

SPIXIANA	Supplement 11	209–213	München, 30. Dezember 1985	ISSN 0177-7424

Radotanypus a new genus of Tanypodinae from the Nearctic

(Diptera, Chironomidae)

Von **E. J. Fittkau** and **D. A. Murray**

FITTKAU, E. J. & D. A. MURRAY: *Radotanypus* a new genus of Tanypodinae from the Nearctic (Diptera: Chironomidae). – Spixiana, Suppl. 11: 209–213.

The new genus *Radotanypus* is erected for *Anatopynia submarginella* Sublette (SUBLETTE, 1964) nec *Psectrotanypus (Apsectrotanypus) florens* (Johannsen) sensu Roback (ROBACK, 1971). Generic diagnoses are given for the pupa and adult male.

Prof. Dr. E. J. Fittkau, Zoologische Staatssammlung, Münchhausenstr. 21, D-8000 München 60, Bundesrepublik Deutschland

Dr. D. A. Murray, Department of Zoology, University College Dublin, Stillorgan Road, Dublin 4, Ireland

Introduction

The genus *Brundiniella* was erected by ROBACK (1978a, b) for the species *Anatopynia (Apsectrotanypus) eumorpha* Sublette. The pupa of *Brundiniella eumorpha* Sublette was described by ROBACK (1978a) and is distinguished by a very characteristic thoracic horn and abdominal setation. In the same paper ROBACK (l. c., p.172) also described and tentatively placed an unusual, but related, pupal type in *Brundiniella.* Associated adult male and pupae of this latter species have recently been obtained (leg. Ferrington) and the unusual pupa described by ROBACK (l. c.) is now known to be that of the species *Anatopynia (Apsectrotanypus) submarginella* (Sublette). This species was synonymized with *Anatopynia (Apsectrotanypus) florens* (Johannsen) by ROBACK (1971) but is here considered a valid species again. Detailed comparison of the pupa of *Brundiniella eumorpha* with that of *A. submarginella* has revealed such differences in morphology that the erection of a new genus is warranted to accomodate *A. submarginella.*

Generic diagnosis for the pupa and a partial diagnosis for the adult male of *Radotanypus submarginella* (Sublette) gen. nov., comb. nov. are given in this paper.

Radotanypus gen. nov.

Type species: *Radotanypus submarginella* (Sublette) by present designation.

Etymology: The name is derived from the last four characters from the state name of Colorado, where the associated male and pupae were recently found.

Diagnosis

Pupa (Fig. 1)

Exuviae about 8.0 mm in length, yellow brown in colour; thorax darker around the median suture, abdomen without specific markings.

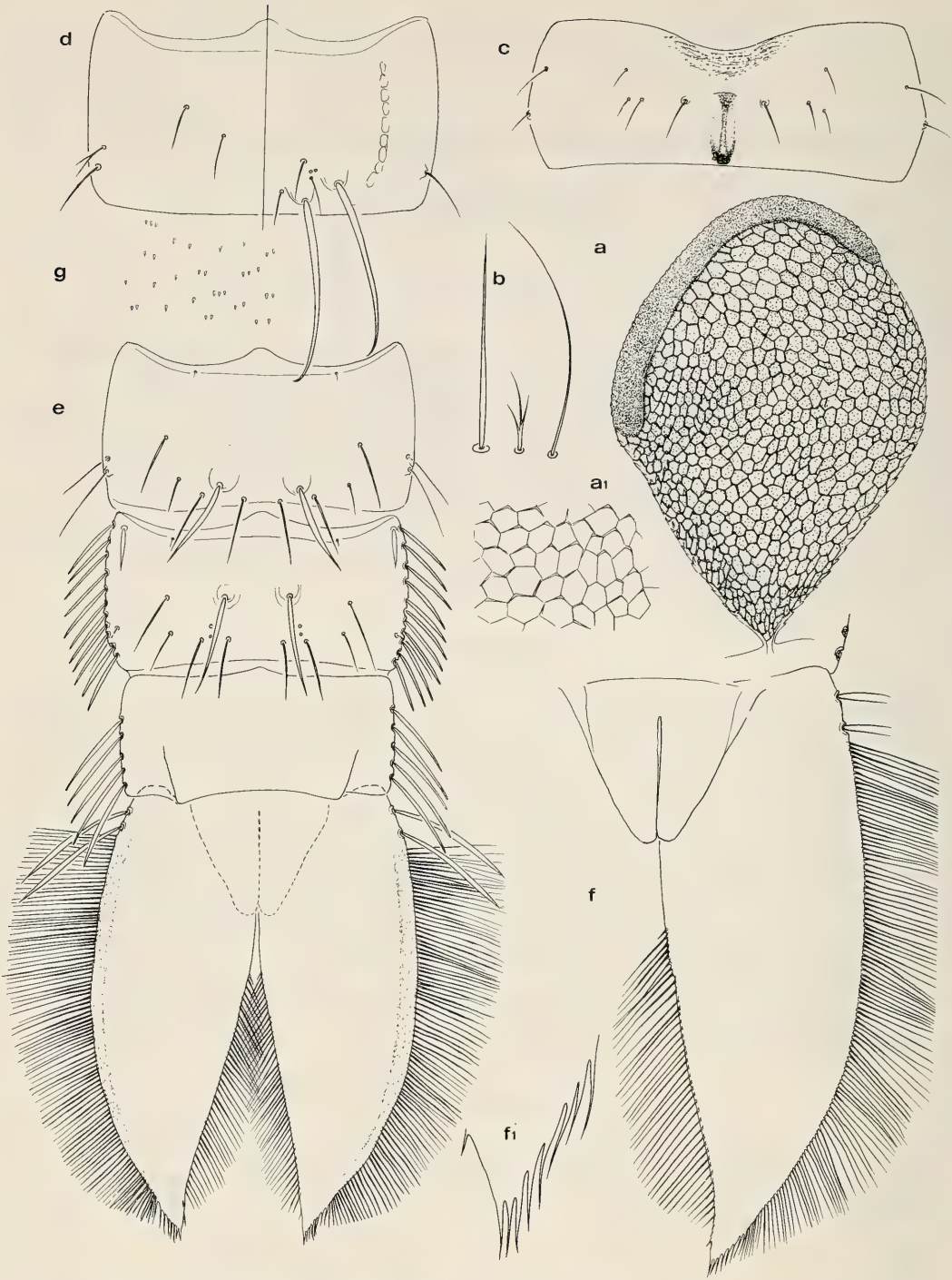


Fig. 1. *Radotanypus submarginella* (Sublette) gen. nov., comb. nov.; pupa. – a, a_1 thoracic horn. – b thoracic setae Dc 1, Dc 2, Sa. – c segment I, dorsal. – d segment IV, ventral/dorsal. – e segment VI–VIII and anal lobe. – f, f_1 anal lobe. – g shagreen of segment IV, dorsal.

Cephalothorax: Thoracic horn large, ovoid and flattened; longer than broad and broadest in the middle. Horn membrane reticulate, with spines interconnected at their bases forming broad scales. Hornsac fills the entire lumen, connected to the narrow plastron plate which forms a rim on the horn extending around at least $^3/_4$ of the apical border. Thoracic membrane smooth apart from lateral ridges along the medial suture. Thoracic setae simple or branched. Dc 1 relatively robust, pointed distally; Dc 2 with 3–4 branches and approximately $^1/_3 \times$ Dc 1; Sa a little longer and more slender than Dc 1, pointed distally.

Abdomen: Tergite I with distinct elongate and pigmented scar, 6× as long as wide. Shagreen on tergites composed of apically rounded spinules sparsely distributed over the surface. Posterior corners of segments II–VI with "pedes spurii".

Abdominal setation: D setae of various forms, all D setae on segment I simple; D2, D3, on III–V elongate, hyaline and hooked, arising from distinct tubercles; D1 on VI and VII elongate, also arising from large tubercles. V setae mostly simple, occasionally branched on segments III and IV. Dorsal and ventral o setae noticeably long. L setae simple, pointed. LS setae absent on VI; 10–11 LS setae on VII, rounded distally; Segment VIII with 5 LS setae, anterior LS seta at 0.33 from base.

Anal lobe 1.3× longer than broad, anal fin 2.6–2.9× as long as broad, convex on outer side, inner border more or less straight to slightly concave. Both inner and outer borders fringed. Apex of anal lobes serrate, with 2–3 long spinules. Genital sacs of male terminally round, reaching only 0.25 anal lobe length, median borders of genital sacs confluent along entire length.

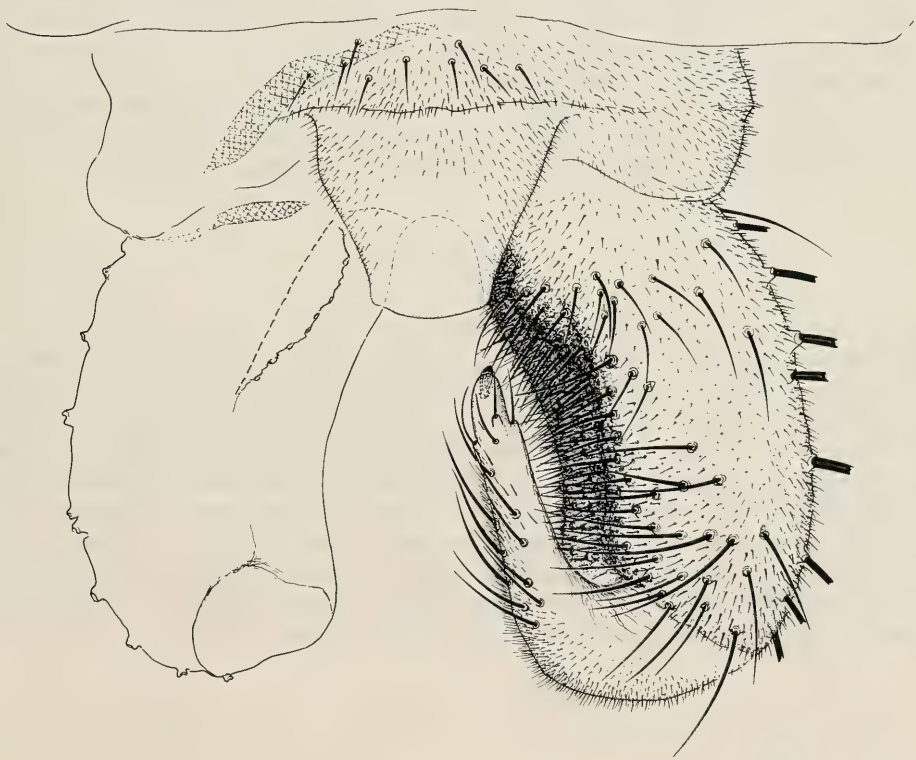


Fig. 2 *Radotanypus submarginella* (Sublette) gen. nov., comb. nov.; male hypopygium.

Adult male (Fig. 2)

The following features, allied to the original description of the adult male of *A. submarginella* given by SUBLETTE (1964), may be regarded as characteristic for the new genus. Wings without spots or marks; legs without pigmented rings or bands; distal tooth on outer tibial spur of P III relatively short, $^2/_5$ of the entire spur length.

Hypopygium: Tergite VIII slightly concave posteriorly and with an irregular row of 12/13 setae. Gonocoxite with a basal lobe on an otherwise concave inner border. Gonostylus gradually tapering but with an abrupt indentation before the apical tooth.

Material studied

1 adult male with associated Pe; 2 Pe. Beaver Dam on East River, 5.1 miles N of Gothic, Colorado, U.S.A., 13/VII/82, leg. Ferrington.

Comments

The pupa of *Radotanypus submarginella* comb. nov., gen. nov. bears a superficial resemblance to *Brundiniella* Roback but may be distinguished on the following characters (contrasting features for *Brundiniella* given in brackets). Thoracic horn broadest in middle, membrane reticulate and with scales (thoracic horn broadest in apical $^1/_3$, membrane non-reticulate, with spines); Dc2 branched (Dc2 simple).

All D setae on Sg I simple (two D setae on I branched); D2, D3 on Sgs III–V on very prominent tubercles (D2, D3 on III–V on less prominent tubercles); L setae on I–IV simple (branched); Sg VI with 4 LS setae (with 1 LS seta); Sg VII with 10–11 LS setae (with 7–10); Apex of anal lobe serrate (pointed); Anal fin convex on outer side only (biconvex); Genital sacs reaching $^1/_4$ lobe length and medially confluent (reaching $^1/_3$ lobe length and distally medially separate).

The adult male differs in the following respects: wings unmarked (with markings); Legs without pigmented bands (legs with bands); Tergite VIII with a posterior row of setae (without such setae); Gonocoxite with a basal lobe (without); Gonostylus gradually tapering towards the apex, with abrupt indentation (with distinct swelling on inner border and without abrupt indentation).

Systematic position

Radotanypus belongs to the tribe Macropelopiini within the Tanypodinae and is apparently closely related to *Brundiniella* Roback. ROBACK (1971) placed *Anatopynia (Anatopynia) submarginella* Sublette as a synonym of *Psectrotanypus (Apsectrotanypus) florens* (Johannsen). In the original description the imago of *Tanypus florens* was described by JOHANNSEN (1908) as having "apex of femora and tibiae brown". ROBACK (l. c.) also considers *A. florens* to have bands on the femora and tibiae. However SUBLETTE (l. c.) described the adult male and female of *Anatopynia submarginella* as having, among other characters, pale brown legs without femoral and tibial bands. The male imago here assigned to *Radotanypus* agrees in all respects with the original description of *Anatopynia submarginella* given by SUBLETTE (l. c.,p. 103) and accordingly that species is now re-erected. The absence of clearly pigmented bands on the legs of *Radotanypus submarginella* (Sublette), together with the indented gonostylus and the basal lobe on the inner margin of the gonocoxite distinguishes this species from *A. florens* (Joh.).

Literature

JOHANNSEN, O. A. 1908: New North American Chironomidae. – Bull. N. Y. State Mus. **124:** 264–285

ROBACK, S. S. 1971: The subfamily Tanypodinae in North America. – Monogr. Acad. nat. Sci. Philad. **17:** 1–410

— — 1978 a: The immature chironomids of the eastern United States III. Tanypodinae-Anatopyniini, Macropelopiini and Natarsiini. – Proc. Acad. nat. Sci. Philad. **129** (11): 151–202

— — 1978 b: New name for *Brundinia* Roback, nec *Brundinia* Tottenham. – Ent. News **89** (56): 141

SUBLETTE, J. E. 1964: Chironomid midges of California II. Tanypodinae, Podonominae and Diamesinae. – Proc. U. S. Nat. Mus. **115:** 85–136

BOOK REVIEW

Chironomidae of the Holarctic region. Keys and diagnoses. Part 1. Larvae. Torgny Wiederholm (Ed.). Entomologica Scandinavica Supplement No. 19, 1983, 455 pp. 73 USD.

The Chironomidae, or non-biting midges, are undoubtedly one of the most important groups of aquatic insects encountered in freshwater environments. They have also been one of the most difficult groups to identify. It has always been a problem for ecologists to feel confident about the identification of midges without consulting the handful of specialists available. At last we have the first of a series of three books (the next appearing 1986) that attempts to bring chironomid taxonomy at an understandable level to the non-specialist.

This volume is both practical and scholarly. Larvae of about 230 taxa can be accurately identified to genus and sometimes subgenus or species-group. Specialists who have published in the chironomid literature for years treat their own groups and provide their own illustrations. With few exceptions all genera are named, and the correct authorship and original publication are given for each taxon.

The book contains 12 chapters, including an introduction, keys to the subfamilies, references, index to taxa, and one chapter for each of the 8 subfamilies occurring in the Holarctic. These last chapters range in length from one page for the Buchonomyiinae, to 143 pages each for the Orthocladiinae and Chironominae. Approximately 383 references cover the major literature up to 1983.

The introduction, which for the non-specialist is too brief, cites the major reviews and bibliographies in chironomid systematics, and outlines the historical development of chironomid taxonomy. The sections on collecting, rearing, preservation and mounting are more personal than comprehensive. The terminology for the volume is explained in 3 plates of labelled figures, and the reader is referred to Saether's (1980) glossary for a lesson in morphology.

Any difficulties with the keys can be overcome easily by referring to the plates and diagnoses. Indeed, the excellent plates and diagnoses are the strengths of this volume. Differences exist between the chapters on the different subfamilies, and these arise not only from the midges themselves, but from the philosophies of the specialists. For example, the same structures are not used or given equal weight in the different subfamilies. In Tanypodinae the couplets are lengthy, with as many as 8 characters per couplet. In Chironominae a previously ignored structure, the frontal apotome, is frequently used. In Orthocladiinae certain couplets (e. g. 30) present difficulties early in the key. All keys and diagnoses are based on 4th larval instars, and caution must be used for identification of earlier instars. Well prepared slides and a high quality microscope, preferably phase or interference contrast, are essential.

The book is attractive and heavy, bound in a golden hard cover, and printed on high quality paper. The layout is good and type easy to read. Genera appear in boldface in the text and are listed alphabetically within the subfamilies. It's easy to rapidly locate genera, making the index to taxa almost unnecessary.

Only a few errors were found in this carefully edited work. On p. 155, part 2 of couplet 86 should read 87, not 83. On p. 383, *Goeldichironomus holoprasinus* is misspelled. On p. 413, *Polypedilum (Polypedilum) tuberculum* Maschwitz is not a valid name and becomes a nomen nudum.

Although this book is intended primarily for use by ecologists and non-specialists, it fails to introduce the beginner to chironomid taxonomy. The authors have assumed that users will be proficient in larval chironomid morphology and terminology. It would have been helpful to have labelled head capsules for each of the different subfamilies, or at least the largest subfamilies. Not only are parts difficult to locate in the schematized figures, but there are too many labels per figure and important parts are missing (e. g. the premandible in Fig. 2.3). For the beginner, the keys to subfamily may be the most difficult to use because many of the key characters are not or are not clearly illustrated. The reader is constantly referred to unlabelled figures throughout the different chapters. The beginner will have to learn basic morphology and terminology for chironomid larvae in other publications.

In conclusion, this book belongs on the shelf of every serious identifier of chironomid larvae. The book will not replace the specialist who will still be needed to identify species and unknown taxa. It is a big help to both the specialist and non-specialist, and we can be thankful for this group of specialists and to ENTOMOLOGICA SCANDINAVICA for providing us with a much needed state-of-the-art publication on the currently recognized chironomid genera of the Holarctic.

Annelle R. Soponis
Zoologische Staatssammlung
Münchhausenstraße 21
D-8000 München 60

Bisher erschienene Supplementbände der Spixiana:

Supplementband 1: GUSTAV PETERS, 1978
Vergleichende Untersuchung zur Lautgebung einiger Feliden.
206 Seiten und 80 Seiten mit 324 Abbildungen und 24 Tabellen. DM 45,—

Supplementband 2: HERMANN ELLENBERG, 1978
Zur Populationsökologie des Rehes (Capreolus capreolus L., Cervidae) in Mitteleuropa.
211 Seiten mit 47 Abbildungen und 41 + 6 Tabellen. DM 35,—

Supplementband 3: JENS LEHMANN, 1979
Chironomidae (Diptera) aus Fließgewässern Zentralafrikas.
(Systematik, Ökologie, Verbreitung und Produktionsbiologie).
Teil I: Kivu-Gebiet, Ostzaire.
144 Seiten mit 252 Abbildungen und 11 Tabellen. DM 36,—

Supplementband 4: KLAUS HORSTMANN, 1980
Revision der europäischen Tersilochinae II
(Hymenoptera, Ichneumonidae).
74 Seiten mit 150 Abbildungen und 2 Tabellen.

G. VAN ROSSEM, 1980
A revision of some Western Palaearctic Oxytorine genera
(Hymenoptera, Ichneumonidae).
57 Seiten mit 3 Abbildungen und 2 Tafeln. DM 43,50

Supplementband 5: JENS LEHMANN, 1981
Chironomidae (Diptera) aus Fließgewässern Zentralafrikas.
Teil II: Die Region um Kisangani, Zentralzaire.
85 Seiten mit 3 Abbildungen, 2 Tabellen und 26 Tafeln. DM 29,80

Supplementband 6: MICHAEL VON TSCHIRNHAUS, 1981
Die Halm- und Minierfliegen im Grenzbereich Land–Meer der Nordsee.
(Diptera: Chloropidae et Agromyzidae)
416 Seiten mit 25 Diagr., 89 Tabellen und 11 Tafeln. DM 50,—

Supplementband 7: 1982
First International Alticinae Symposium, Munich, 11–15 August 1980
7 Beiträge, 72 Seiten. DM 28,—

Supplementband 8: OSKAR KUHN, 1982
Goethes Naturforschung.
48 Seiten. DM 9,—

Supplementband 9: 1983
Festschrift zu Ehren von Dr. Johann Baptist Ritter von Spix.
30 Beiträge, div. Abbildungen und Tabellen, 441 Seiten. DM 96,—

Supplementband 10: 1984
Tropische Regenwälder – eine globale Herausforderung.
14 Beiträge, div. Abbildungen und Tabellen, 160 Seiten. DM 20,—

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
ICI '87

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 01260 5010